

# 神経細胞集団のスパイク時刻精度を与える自己無撞着方程式

## Self-consistent equation for temporal precision of spikes in pulse-coupled networks of neurons

寺前順之介 (PY)<sup>1)</sup>, 深井朋樹<sup>1)</sup>

Jun-nosuke Teramae (PY) and Tomoki Fukai

<sup>1)</sup>理化学研究所 脳科学総合研究センター

teramae@riken.jp

**Abstract** — We discuss temporal precision of spike trains generated by a pulse-coupled network of neurons. We show that the problem of the precision is equivalent to noise-induced synchronization between networks of neurons and propose a theory to derive spike precision analytically. We derive a self-consistent equation for spike precisions and elucidate how the precision changes as a function of the coupling strength of the network.

**Keywords** — temporal coding, stochastic processes, oscillators, Fokker-Planck equation, mean-field theory

### 1 はじめに

信頼性ある情報処理の実現には、システムを構成するデバイスの精度を的確に知り、精度に応じた適切なコーディングを用いる事が必要となる。大脳皮質では、神経細胞が生成するスパイク列が情報を伝達し、スパイク列の時空間構造を用いる Temporal coding はスパイク列が適切な時間精度で生成される事を前提とする。スパイク列の精度とは、神経細胞が全く同一の変動入力を受ける多数の試行間で、スパイク時刻がどれほど異なるかで量化される。そのため精度とは、試行間での応答多様性がどれほど抑制されるかの指標でもある。確率的な情報処理では、精度よりも多様性が有用になる可能性もあるだろう。単一神経細胞のスパイク時間精度については、既に著しい *in vitro* 実験結果が報告されている。Mainen & Sejnowski は同一の変動入力を単一細胞に繰り返し与え、試行間のスパイク時刻差が 2-3 ミリ秒と極めて小さい事を見出した [1]。単体の神経細胞は極めて信頼性の高い高精度素子なのである [3, 4]。

しかし、脳内の神経細胞は決して単体では活動しない。集団のスパイク応答は相互作用の影響を受けるため、素子の高精度応答がネットワークに引き継がれるかどうかは全く未解明の問題である。神経細胞ネットワークにおける時間精度と多様性の関係を解明し、脳内の情報コードについて知るため、我々は、単一神経細胞ではなく、集団が生成するスパイク時間精度を

定量的に考察する。ネットワークに同一の揺動入力を繰り返し与える複数回の試行を考え、試行間のスパイク時間差を支配する自己無撞着方程式を理論的に導出し、集団内でのスパイク時刻精度とネットワーク構造の関係を明らかにする。

### 2 神経細胞ネットワーク

パルス相互作用で結合した  $N$  個の細胞集団に全く同じ揺動入力を繰り返し加える複数回の試行を考える：

$$\dot{\mathbf{x}}_i^{(\alpha)} = \mathbf{F}(\mathbf{x}_i^{(\alpha)}) + \sum_j g_{ij} \sum_n \delta(t - t_{j,n}^{(\alpha)}) + \xi_i(t) \quad (1)$$

ここで  $\mathbf{x}_i^{(\alpha)}$  は  $\alpha$  回目の試行での  $i$  番目の神経細胞の状態変数、 $\mathbf{F}(\mathbf{x}_i^{(\alpha)})$  は神経細胞の固有ダイナミクス、 $g_{ij}$  は  $j$  番目の細胞から  $i$  番目の細胞への結合強度、 $t_{j,n}^{(\alpha)}$  は  $\alpha$  回目の試行での  $j$  番目の細胞の  $n$  個目のスパイク時刻である。我々は  $\dot{\mathbf{x}}_i = \mathbf{F}(\mathbf{x}_i)$  が発火率  $r$  の安定した振動発火を示す系を取り扱う。つまり  $\mathbf{F}$  は、周期  $T=1/r$  の安定なリミットサイクル解  $\mathbf{x}_0(t)$  を持つ。 $\xi_i(t)$  は  $i$  番目の細胞に加えられる平均 0、分散  $D$  の変動外部入力。変動入力は神経細胞ごとに全く異なって良いが、試行間では完全に同一な白色ガウスノイズとする、 $\langle \xi_i(t) \rangle = 0$ 、 $\langle \xi_i(t) \xi_j(s) \rangle = D \delta_{ij} \delta(t-s)$ 。結合  $g_{ij}$  は正負両方の値を取る平均 0 の行列であり、 $g$  の強度を  $G$  と表す、 $\langle g_{ij} \rangle = 0$ 、 $\langle g_{ij} g_{lm} \rangle = G \delta_{ij} \delta_{lm}$ 。結合行列も試行間では完全に同一である。しかし各試行の初期状態は一般に異なるため、入力と回路構造を共有していても、試行間でスパイク時刻が一致するかどうかは自明では無い。

### 3 位相記述と自己無撞着方程式

位相記述を用いればモデルの詳細に依らないスパイク時刻精度の統一的な理論が構築出来る。(1) 式に対する位相縮約を行えば [2]、位相変数  $\phi_i^{(\alpha)}$  に対する以下の発展方程式を得る：

$$\dot{\phi}_i^{(\alpha)} = 1 + Z(\phi_i^{(\alpha)}) \left( \sum_j g_{ij} \sum_n \delta(t - t_{j,n}^{(\alpha)}) + \xi_i(t) \right). \quad (2)$$

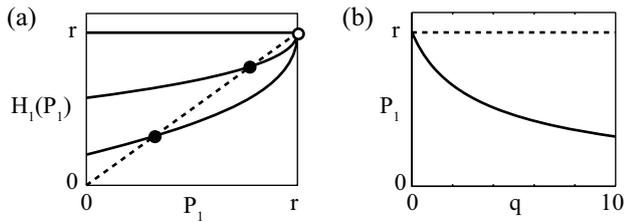


図 1. (a) (実線) 自己無撞着方程式の右辺, 上から下に向かって  $q=0, 1, 10$ . 破線は同方程式の左辺を表す. 黒丸は方程式の安定解, 白丸は不安定解. (b) 安定解 (実線), 不安定解 (破線) の  $q$  依存性.

ここで,  $Z(\phi) = \nabla_x \phi|_{x=x_0}$  は非線形振動子の位相応答と呼ばれる周期  $T$  の関数であり, 振動子の摂動に対する応答特性を記述する. 位相記述では, スパイク時刻精度は試行間の位相差分布として定量化される. 試行間で完全な位相同期が起きないなら, 位相差分布は有限の幅を持ち, 試行間のスパイク時刻も, その幅に応じた変動を示す.

詳細は省略するが, (2) 式を摂動の 2 次まで展開し, 更に振動周期  $T$  に対する平均化を行う事で, 試行間位相差  $\psi$  の確率分布  $P(\psi)$  が従う Fokker-Planck 方程式を得る. 方程式は  $P(\psi)$  に対する閉じた形式ではないが, この方程式を形式的に解く事で, 試行間の統計性に関する平均場近似が適用可能な表式に到達出来る. 平均場近似により, 我々は  $P(\psi)$  のフーリエモードが満たす閉じた自己無撞着方程式を明示的に得る:

$$P_m = \frac{\int_0^{2\pi} \frac{\cos m\psi d\psi}{\sum_{n=1}^{\infty} |Z_n|^2 (1 - W_n \cos n\psi)}}{\int_0^{2\pi} \frac{T d\psi}{\sum_{n=1}^{\infty} |Z_n|^2 (1 - W_n \cos n\psi)}}, \quad (3)$$

この解を用いれば, 試行間のスパイク精度を表す分布関数  $P(\psi)$  の最終的な表式

$$P(\psi) = \frac{\tilde{c}}{\sum_{n=1}^{\infty} |Z_n|^2 \left( 1 - W_n \cos\left(\frac{2\pi n}{T} \psi\right) \right)}, \quad (4)$$

$$\left( W_n = \frac{1 + qP_n}{1 + qr}, q = \frac{NG}{D} \right)$$

を得る事が出来る.

#### 4 スパイク時間精度の結合依存性

自己無撞着方程式の振る舞いを図 1 に, 具体的な神経細胞モデルに対して求めた分布関数を図 2 に示す. 数

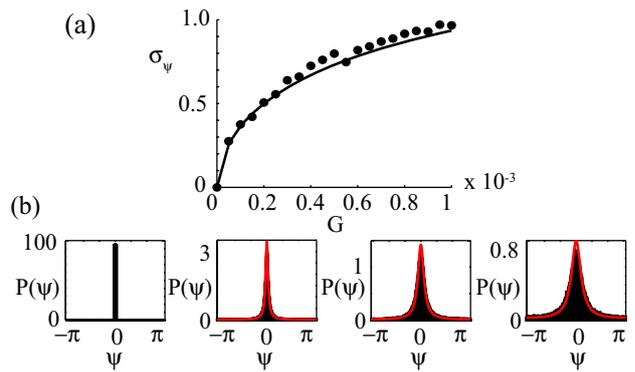


図 2. (a) 位相差分布  $P$  の幅. 数値計算結果 (黒丸) と理論予測曲線 (実線). (b) 試行間の位相差分布関数  $P$ . 左から右へ結合強度  $G=0.0, 0.2, 0.5,$  and  $1.0$  ( $\times 10^{-3}$ ). 実線は理論予測曲線.

値計算結果と理論予測は極めて良い一致を示す. 重要なのは, 結合強度の上昇と共に, 分布関数の幅, すなわち試行間でのスパイク時刻差が単調に増大する事である. 単一の神経細胞が高精度でも, 精度はネットワークには受け継がれない. 代わりに, ネットワークは分布のピークが特徴付ける試行間のコヒーレンスを獲得する.

我々の結果は, 神経細胞集団ではスパイク列の精度と多様性が連続的に変えられる事を意味する. 脳内で神経ネットワークに要求される情報処理課題は特に領野によって異なり, 必要な応答精度・多様性もまた領野毎に異なるだろう. 領野内局所回路の結合を, 本理論が予測する応答精度の観点から解明する事は極めて興味深い将来の課題となり, 脳での情報表現を解明する重要なステップになるだろう.

#### 参考文献

[1] Z. F. Mainen, and T. J. Sejnowski (1995) "Reliability of spike timing in neocortical neurons." *Science*, **268**, 1503-1506.  
 [2] Y. Kuramoto (1984) "Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence." Springer-Verlag, Tokyo.  
 [3] J. Teramae and D. Tanaka (2004) "Robustness of the Noise-Induced Phase Synchronization in a General Class of Limit Cycle Oscillators." *Physical Review Letters*, **93**, 204103-1-4.  
 [4] J. Teramae and D. Tanaka (2006) "Noise Induced Phase Synchronization of a General Class of Limit Cycle Oscillators." *Progress of Theoretical Physics Supplement*, **161**, 360-363.