

不応期をもつリアリスティックなニューロンモデルにおける平均場理論

Mean-field theory in a realistic spiking neuron model with refractoriness

臼井 勇介 (PY)¹, 大泉 匡史^{1,2}, 岡田 真人^{1,3}

Yusuke Usui(PY), Masahumi Oizumi, and Masato Okada

1. 東京大学大学院新領域創成科学研究科, 2. 日本学術振興会特別研究員 DC1, 3. 理化学研究所脳科学総合研究センター
oizumi@mns.k.u-tokyo.ac.jp

Abstract— We construct Mean-field theory of a realistic spiking neuron model with refractoriness. To take into account the effect of refractoriness, the neuron model contains a self-interaction term, which is order of one and not considered in conventional mean-field framework. By using our theory, we derive a set of closed equations for correlation functions.

Keywords— Mean-field theory, Spike response model, Refractoriness, Correlation functions

1 はじめに

近年, 多細胞同時記録が実験的に可能となり, ニューロン間の相関などの高次統計量の観測が可能となった。そして, 神経科学の研究において, 相関が脳の情報処理にどのような影響を与えるかについて広く研究されているが, 未だ明らかにはなっていない [1], [2]。

相関が脳の情報処理に与える影響を調べるために, ニューロンモデルで相関を求める理論が必要となるが, 一般には難しい問題である。そこで我々は解析的に取り扱い易く, なおかつニューロンの複雑な膜特性をカーネル関数によってリアリスティックに表現したスパイクレスポンスモデル (SRM) [3] に着目した。このモデルを用いて相関を求めることは, 相関が脳の情報処理にどのような影響を与えるかを明らかにする上で, 強力な手法となり得る。

本研究では, 平均場理論 [4] を用いることによって, 離散時間 SRM の相関関数の理論を構築した。ただし, 離散時間 SRM においては, ニューロンの不応期の効果を表現する自己相互作用の項があるため, 単純な平均場理論の枠組みを越えており, 平均場理論の用い方には注意が必要となる。我々は, まず, 自己結合の項を除いた他ニューロン集団からの入力 の平均値周りでテイラー展開し, その後に自己相互作用の項について平均を取る, という計算手法を用いた。この様にして構築した理論が, シミュレーションの結果と一致していることを示した。

2 SRM における相関の理論

我々が考えるモデルのネットワークは, ニューロンの非発火状態を $S = 0$, 発火状態を $S = 1$ とした二状態を取るニューロン集団で構成される。また, 離散時間のダイナミクスのみを取り扱い, ニューロンの状態更新は同期更新を行う。状態の遷移確率は以下の式で記述される。

$$\begin{cases} P[S_i(t) = 1] = g(u_i(t)) \\ P[S_i(t) = 0] = 1 - g(u_i(t)) \end{cases} \quad (1)$$

ここで $g(u_i(t))$ は $0 \leq g(u_i(t)) \leq 1$ で単調増加する微分可能な関数である。また u_i は i 番目のニューロンが受ける膜電位,

$$u_i(t) = \sum_{\tau=1}^{\tau_{\max}} \sum_{j \neq i}^N J_{ij} \epsilon_{ij}(\tau) S_j(t - \tau) + \eta_i(t - t_i^l), \quad (2)$$

である。ここで, カーネル関数 $\epsilon_{ij}(\tau)$ は EPSP の時間発展を表現し, 代表的な例として α 関数が挙げられる。カーネル関数 $\eta_i(t - t_i^l)$ は不応期の効果を表現する。ここで, t_i^l はニューロン i が最後に発火した時刻であり, 最後のスパイクのみ考慮し自己相互作用の影響を取り入れた。今後は $t - t_i^l = t'_i$ と置き換えて表記する。 $\eta_i(t'_i)$ は $t'_i > \tau_{\max}$ のとき $\eta_i(t'_i) = 0$ とする。このモデルを離散時間 SRM と呼ぶ [3]。

また, 表記を簡略化するため今後 $\tilde{J}_{ij}(\tau) \equiv J_{ij} \epsilon_{ij}(\tau)$ とする。

2.1 瞬時の発火率

離散時間 SRM における瞬時の平均発火率 $\langle S_i(t) \rangle$ について考える。 $\langle S_i(t) \rangle$ は,

$$\langle S_i(t) \rangle = \langle g(u_i(t)) \rangle \quad (3)$$

$$= \langle g(\hat{u}_i(t) + \eta_i(t'_i)) \rangle, \quad (4)$$

と書ける。式 (4) において, 他ニューロン集団からの入力の総和の項を $\hat{u}_i(t) = \sum_{\tau=1}^{\tau_{\max}} \sum_{j \neq i}^N \tilde{J}_{ij}(\tau) S_j(t - \tau)$ と置いた。 $\langle S_i(t) \rangle$ を $\hat{u}_i(t)$ の平均値周りでテイラー展開すると, J_{ij} がオーダー $1/N$ の場合, テイラー展開の一次以上の項はオーダー $1/N$ となるため $N \rightarrow \infty$ の極限で

無視できる．テイラー展開の零次の項は自己相互作用の項である $\eta_i(t'_i)$ について平均を取ればよいので，時刻 t より t'_i 前に発火する確率 $P[t'_i]$ を用いて，

$$\langle S_i(t) \rangle = \sum_{t'_i=1}^{\infty} P[t'_i] g(\langle \hat{u}_i(t) \rangle + \eta_i(t'_i)), \quad (5)$$

となる．定常状態 $t \rightarrow \infty$ を考えると，

$$\langle S_i \rangle = \sum_{t'_i=1}^{\tau_{\max}} \langle S_i \rangle G_i(t'_i) g(\langle \hat{u}_i \rangle + \eta_i(t'_i)) + \left(1 - \sum_{t'_i=1}^{\tau_{\max}} \langle S_i \rangle G_i(t'_i) \right) g(\langle \hat{u}_i \rangle), \quad (6)$$

となる．ここで， $G_i(t'_i)$ はニューロン i が時間 $t'_i - 1$ の間発火しない確率を表し， $t'_i = 1$ の時は $G_i(1) = 1$ ， $t'_i > 1$ の時は $G_i(t'_i) = \prod_{\tau=1}^{t'_i-1} (1 - g(\langle \hat{u}_i \rangle + \eta_i(\tau)))$ となる．従って瞬時の平均発火率 $\langle S_i \rangle$ は

$$\langle S_i \rangle = \frac{g(\langle \hat{u}_i \rangle)}{1 - \sum_{t'_i=1}^{\tau_{\max}} G_i(t'_i) (g(\langle \hat{u}_i \rangle + \eta_i(t'_i)) - g(\langle \hat{u}_i \rangle))} \quad (7)$$

となる．

2.2 相関関数

次に，一般的な離散時間 SRM における相関について考える．ニューロン間の相関は，

$$C_{ij}(\tau) \equiv \langle \delta S_i(t) \delta S_j(t + \tau) \rangle, \quad (8)$$

で定義される．ここで， $\delta S_i(t) \equiv S_i(t) - \langle S_i(t) \rangle$ である．上式において， $j = i$ のとき自己相関関数 A_i ， $j \neq i$ のとき相互相関関数 C_{ij} を表す．

同時刻の自己相関関数 $A_i(0)$ は，定義より

$$A_i(0) \equiv \langle S_i \rangle (1 - \langle S_i \rangle), \quad (9)$$

と書ける．

同時刻の相互相関関数 $C_{ij}(0)$ は， $C_{ij}(0) = \langle g(u_i(t)) g(u_j(t)) \rangle - \langle g(u_i(t)) \rangle \langle g(u_j(t)) \rangle$ であるので，前節と同様に，右辺をまず他ニューロン集団からの入力 $\hat{u}_i(t)$ の平均値まわりでテイラー展開し，その後，自己相互作用について平均を取ると，

$$\begin{aligned} C_{ij}(0) = & \sum_{t'_i, t'_j} G_i(t'_i) G_j(t'_j) \Delta g(t'_i) \Delta g(t'_j) C_{ij}(t'_j - t'_i) \\ & + \left[\sum_{t'_i, t'_j} G_i(t'_i) G_j(t'_j) \langle S_i \rangle \Delta g'(t'_i) \Delta g(t'_j) + \sum_{t'_i, t'_j} G_j(t'_j) g'(\langle \hat{u}_i \rangle) \Delta g(t'_j) \right] \\ & \cdot \sum_{\tau} \left(\sum_{k \neq i, j} \bar{J}_{ik}(\tau) C_{jk}(t'_j - \tau) + \bar{J}_{ij}(\tau) A_j(t'_j - \tau) \right) \\ & + \left[\sum_{t'_i, t'_j} G_i(t'_i) G_j(t'_j) \langle S_j \rangle \Delta g'(t'_j) \Delta g(t'_i) + \sum_{t'_i, t'_j} G_j(t'_j) g'(\langle \hat{u}_i \rangle) \Delta g(t'_i) \right] \\ & \cdot \sum_{\tau} \left(\sum_{k \neq i, j} \bar{J}_{jk}(\tau) C_{ik}(t'_i - \tau) + \bar{J}_{ji}(\tau) A_i(t'_i - \tau) \right) \\ & + \left[\sum_{t'_i, t'_j} G_i(t'_i) G_j(t'_j) \langle S_i \rangle \langle S_j \rangle \Delta g'(t'_i) \Delta g'(t'_j) + \sum_{t'_i} G_i(t'_i) \langle S_i \rangle g'(\langle \hat{u}_j \rangle) \Delta g'(t'_i) \right. \\ & \left. + \sum_{t'_j} G_j(t'_j) \langle S_j \rangle g'(\langle \hat{u}_i \rangle) \Delta g'(t'_j) + g'(\langle \hat{u}_i \rangle) g'(\langle \hat{u}_j \rangle) \right] \\ & \cdot \sum_{\tau, \tau'} \left(\sum_{k \neq i} \sum_{l \neq j, k} \bar{J}_{ik}(\tau) \bar{J}_{jl}(\tau') C_{kl}(\tau - \tau') + \sum_{k \neq i} \bar{J}_{ik}(\tau) \bar{J}_{jk}(\tau') A_k(\tau - \tau') \right), \quad (10) \end{aligned}$$

を得る．ただし， $\Delta g(t'_i) \equiv g(\langle \hat{u}_i \rangle + \eta_i(t'_i)) - g(\langle \hat{u}_i \rangle)$ ， $\Delta g'(t'_i) \equiv g'(\langle \hat{u}_i \rangle + \eta_i(t'_i)) - g'(\langle \hat{u}_i \rangle)$ とした．

異時刻の相互相関関数 $C_{ij}(\tau)$ は， $C_{ij}(\tau) = \langle \delta S_i(t) g(u_j(t + \tau)) \rangle$ であるので，同様の計算により，

$$\begin{aligned} C_{ij}(\tau) = & \sum_{t'_j} G_j(t'_j) \Delta g(t'_j) C_{ij}(\tau - t'_j) \\ & + \sum_{\tau'} g'(\langle \hat{u}_j \rangle) \left(\sum_{k \neq j} \bar{J}_{jk}(\tau') C_{ik}(\tau - \tau') + \bar{J}_{ji}(\tau') A_i(\tau - \tau') \right) \\ & + \langle S_j \rangle \sum_{t'_j} G_j(t'_j) \Delta g'(t'_j) \sum_{\tau'} \left(\sum_{k \neq j, i} \bar{J}_{jk}(\tau') C_{ik}(\tau - \tau') + \bar{J}_{ji}(\tau') A_i(\tau - \tau') \right), \quad (11) \end{aligned}$$

となる．

異時刻の自己相関関数 $A_i(\tau)$ についても同様にして，以下の式で表わされる．

$$\begin{aligned} A_i(\tau) = & \sum_{t'_i=1}^{\tau} G_i(t'_i) g(\langle \hat{u}_i \rangle + \eta_i(t'_i)) A_i(\tau - t'_i) \\ & - \sum_{t'_i=\tau+1}^{\tau_{\max}} \langle S_i \rangle^2 G_i(t'_i) g(\langle \hat{u}_i \rangle + \eta_i(t'_i)) - \langle S_i \rangle \left(1 - \langle S_i \rangle \sum_{t'_i=1}^{\tau_{\max}} G_i(t'_i) \right) g(\langle \hat{u}_i \rangle). \quad (12) \end{aligned}$$

3 理論とシミュレーションの整合

前節での理論計算が正しいことを確かめるためにシミュレーションを行った．ここで，ニューロン間の結合は一定 ($J_{ij} = J_0/N$) とし，結合強度 $J_0 = 1$ ，ニューロン数 $N = 100$ とした．状態の遷移確率を表す関数 $g(u_i(t))$ は $g(u_i(t)) = (1 + \tanh(u_i(t) + T))/2$ とした．ここで， T は閾値であり $T = -1$ とした．カーネル関数は $\epsilon(\tau) = \exp(-(\tau - 1)/4)$ ， $\eta(\tau) = -\exp(-(\tau - 1))$ とし，遅延時間の上限は $\tau_{\max} = 30$ とした．これらの条件下で，式 (1) について一億回同期更新し，自己相関と相互相関の値を得た．結果を図 1，図 2 に示す．図において，点はシミュレーションから得られた値を，実線は理論線を示す．これらの結果は，理論とシミュレーションが良く一致していることを示す．

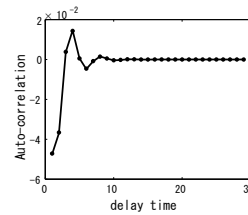


図 1: 自己相関関数

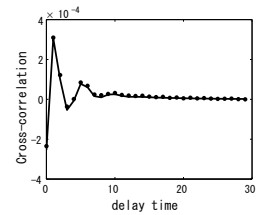


図 2: 相互相関関数

参考文献

- [1] Abbott, L. F., and Dayan, P.: Neural Comp., **11** (1999) 91.
- [2] 大泉匡史, 三浦佳二, 岡田真人: 信学技報, NC2007-36, 19.
- [3] Gerstner, W. and van Hemmen, J. L.: Network, **3** (1992) 139.
- [4] Ginzburg, I. and Sompolinsky, H.: Phys. Rev. E, **50** (1994) 3171.