

バースト放電細胞を含むフィードバック回路による帯域通過型フィルタ

Stochastic filtering in a feedback neural network model

立野 勝巳 (P)[†], 林 初男[†], 石塚 智[†]

Katsumi Tateno(P), Hatsuo Hayashi, and Satoru Ishizuka

[†]九州工業大学大学院生命体工学研究科脳情報専攻

tateno@brain.kyutech.ac.jp

Abstract—This work presents filtering property in a feedback neural network model including a bursting cell. The filtering property of the network model depended on a probability density distribution of intervals of random synaptic input.

Keywords—Bandpass filter, Bursting neuron

1 はじめに

神経細胞に多数のシナプス入力収斂するため、大規模な神経回路では、シナプス入力ランダムな時系列になると考えられている。例えば、海馬の苔状細胞は、高頻度で不規則なシナプス入力を受ける [1]。そのためランダムな時系列を活用する神経回路を考えることは、脳の情報処理を考える上で興味深い。

帰還回路は、神経回路ではよくみられる結合様式であり、介在細胞を介した抑制による発火周波数の安定化などの調節機構が知られている。一方で、脳にはバースト放電型の細胞も多数存在する。バースト放電型細胞はスパイク型とは異なる分岐や、不応特性を示すため、従来にはない回路特性を期待できる。

本研究では、バースト放電型神経細胞を含む負帰還回路の、ランダムなシナプス入力に依存したフィルタ特性について報告する。

2 方法

バースト放電型細胞を含む神経回路の応答特性を理解するために、まず単純な性質をもつセルラーオートマトンを用いた。その結果をもとに、コンダクタンスベースの神経細胞モデルで、回路の応答特性を検討した。

2.1 セルラーオートマトンモデル

神経回路は、興奮性細胞 (e-cell) と抑制性細胞 (i-cell) の相互結合回路である。i-cell は、バースト放電型の細胞とする。e-cell は周期的パルス入力を、i-cell はランダムパルス入力を受ける。周期的パルス入力に対する回路の周波数特性を求めた。e-cell は、3つの状態 (静止、興奮、不応) を持つ。通常、静止状態にあり、周期的パルス入力により、興奮状態へ遷移する。興奮状態の後、自動的に不応状態となり、2ms 後、静止状態へ戻る。e-cell の興奮を回路の出力とする。

e-cell が興奮状態になると、i-cell はバースト放電状態に遷移する。i-cell のバースト放電により、e-cell は一定期間 (D_b) 抑制され、発火できない。バースト放電後、i-cell は部分的な不応状態になる。この不応期間の発火確率を $q(t)$ とし、以下の式で表す。

$$q(t) = \begin{cases} 0 & t_b < \tau_r \\ w \cdot \{1 - \exp(-\beta \cdot (t_b - \tau_r))\} & t_b \geq \tau_r \end{cases} \quad (1)$$

ここで、 t_b はバースト放電の発生を基準とした時刻。i-cell がランダムパルス入力を受けると、0~1 の乱数を発生させ、 $q(t)$ より小さい場合に興奮状態となる。この時、e-cell は D_s 秒間抑制される。また、発火確率を一定 ($q(t) = w$) とした場合の回路の周波数特性も求めた。

ランダムパルス入力の平均周波数を f_m Hz, 1秒間の平均発火確率を \bar{q} とした場合、i-cell の平均周波数は、 $f_m \cdot \bar{q}$ Hz であるので、e-cell の抑制期間の平均は、1 s あたり $f_m \cdot \bar{q} \cdot D_s$ となる。よって、e-cell の応答率は、 $(1 - f_m \cdot \bar{q} \cdot D_s) \times 100$ % となる。 $q(t)$ の時間依存性を考えると、低周波数帯を抑制する特性となる。また、入力周波数が高い場合、1つ前の e-cell の興奮で生じた抑制のため、続けて興奮状態に遷移できない。結果として、この負帰還回路の周波数特性は、帯域通過型になる。

2.2 コンダクタンスベースモデル

コンダクタンスベースの神経細胞モデルで、セルラーオートマトンと等価な神経回路を構成した。神経細胞モデルは、Pinsky と Rinzel (1994)[2] の 2 コンパートメントモデル (PR モデル) である。コンパートメント間の結合コンダクタンス g_c と表面積比 p により、発火特性の異なる神経細胞を実現できる。本研究では、スパイク型細胞 (SPR モデル, $g_c=20$ mS/cm², $p=0.8$) とバースト放電型細胞 (BPR モデル, $g_c=1.3$ mS/cm², $p=0.5$) を作成した。

$$C_m \dot{V}_s = \bar{g}_{Na} m^2 h (E_{Na} - V_s) + \bar{g}_{K} n (E_K - V_s) + g_L (E_L - V_s) + g_c (V_d - V_s) / p + I_s / p \quad (2)$$

$$C_m \dot{V}_d = \bar{g}_{K-C} \cdot c \cdot \min(0.004 \cdot [Ca^{2+}]_i, 1) \cdot (E_K - V_d) + \bar{g}_{Ca} s^2 (E_{Ca} - V_d) + \bar{g}_{K-AHP} q (E_K - V_d) + g_L (E_L - V_d) + g_c (V_s - V_d) / (1 - p) \quad (3)$$

$$[Ca^{2+}]_i = -0.075 [Ca^{2+}]_i - 0.13 I_{Ca} \quad (4)$$

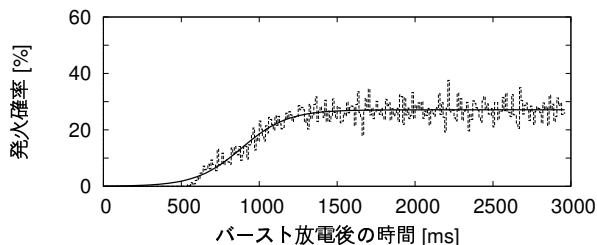


図 1: BPR モデルの発火確率。ランダムシナプス入力
の平均間隔は 30 ms、標準偏差は 6 ms。実線はロジス
ティック関数。

ここで、 V_s は細胞体の膜電位、 V_d は樹状突起の膜電位、 $[Ca^{2+}]_i$ は、細胞内 Ca^{2+} 濃度である。各イオンチャネルの最大コンダクタンス (mS/cm^2) は、以下のとおりである。 $\bar{g}_{Na} = 30$ 、 $\bar{g}_K = 15$ 、 $\bar{g}_{Ca} = 10$ 、 $\bar{g}_{K-C} = 15$ 、 $\bar{g}_{K-AHP} = 0.8$ 、 $g_{Ls} = g_{Ld} = 0.1$ 。平衡電位 (mV) は $E_{Na} = 120$ 、 $E_K = -15$ 、 $E_{Ca} = 140$ 、 $E_L = 0$ 。また、興奮性シナプス電流を樹状突起に、抑制性シナプス電流を細胞体に加えた。

まず、BPR モデルのバースト放電後の発火確率 $q(t)$ を求めた。BPR モデルを電流パルスでバースト放電させ、ランダムシナプス入力に対する発火数を求めた。ランダムシナプス入力のパルス間隔の分布は、指数関数に従う。ランダム入力の平均周波数と標準偏差 (SD) をパラメタとした。入力パルス数と発火数を 10 ms 毎のヒストグラムにし、発火数/入力パルス数により発火確率を求めた。1000 試行で得られたヒストグラムをロジスティック関数 $a * (1+b)/(1+b \exp(-kt))$ で近似した。

次に、SPR モデルと BPR モデルで負帰還回路を構成した。SPR モデルに周期シナプス入力、BPR モデルにランダムシナプス入力を与えた。100 発の周期入力に対する SPR モデルの発火数を求め、発火数/100 を応答率とした。結果は、10 試行の平均応答率を示す。

3 結果

3.1 セルラーオートマトン回路

本研究では、以下のパラメタを用いた。 $w = 0.65$ 、 $\beta = 0.003 \text{ ms}^{-1}$ 、 $\tau_r = 100 \text{ ms}$ 、 $D_s = 20 \text{ ms}$ 、 $D_b = 50 \text{ ms}$ 。周期的パルス入力にする e-cell の応答率は、1 Hz 以下で約 65%、10 Hz 付近で約 100% を示した。10 Hz より高い周波数では、応答率が下がった。

発火確率を一定 ($q(t)=0.65$) とした場合、低域通過型のフィルタ特性であった。e-cell の応答率は 10 Hz 以下で約 65% で、それ以上の入力周波数帯では下がった。

3.2 バースト放電型 PR モデルの発火確率

平均間隔 30ms のランダムシナプス入力を加えた場合の、バースト放電後の BPR モデルの応答特性を図 1 に示す。発火確率はバースト放電後、時間とともに大きくなり、一定値に落ち着いた。飽和値は、ランダムシナプ

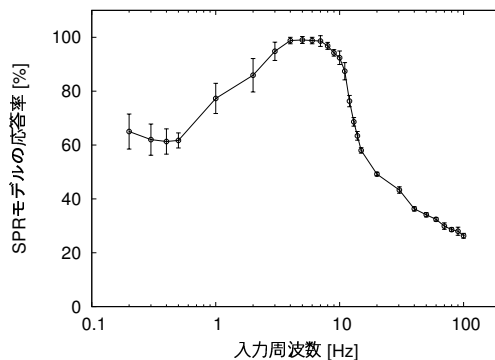


図 2: SPR モデルの出力特性。ランダムシナプス入力
の平均間隔は 30 ms、標準偏差は 6 ms。

ス入力の SD によらず一定であったが、 $T_{50}(= \ln b/k)$ は SD が大きい程短くなった。また、ランダムシナプス入力の平均間隔が長いと、 T_{50} も長くなる傾向にあった。

3.3 PR モデルのフィルタ特性

PR モデルで構成した負帰還回路における SPR モデルの応答率を図 2 に示す。4~10 Hz に対して応答率の高い帯域通過型フィルタ特性であった。1 Hz 付近の応答率と最大値との差は約 35% で、この差が半分になる入力周波数は、1 Hz から 2 Hz の間にある。これを低周波域のカットオフ周波数とする。この値は図 1 の T_{50} の逆数 (1.1 Hz) に一致した。

ランダムシナプス入力の SD が 30 ms に近いほど、BPR モデルの T_{50} が短くなり、帰還回路の周波数特性が低域通過型になった。

4 議論

バースト放電型細胞は、時定数の遅いチャネル電流により、高頻度で発火した後、過分極相が続く。過分極相では発火しにくいいため、スパイク細胞への抑制が働かない。そのため、バースト放電の時刻を起点とした特定の期間、窓が開いている状態となり、帯域通過型のフィルタ特性となる。バースト放電型細胞でない細胞の場合、不応期間が短く、発火確率が一定となる場合のように、低域通過型特性を示す。

セルラーオートマトンでは、発火確率を時間依存の場合と、一定の場合に分けてモデル化したが、コンダクタンスベースモデルでは、発火確率はランダムシナプス入力の平均値と SD に依存して連続的に変化する。このことは背景のシナプス入力に応じて、フィルタ特性を変え、情報処理に使うことができることを意味している。

参考文献

- [1] S. Jinno, S. Ishizuka and T. Kosaka, (2003) European Journal of Neuroscience, **17**, 1338-1354.
- [2] P. F. Pinsky and J. Rinzel (1994) Journal of Computational Neuroscience, **1**, 39-60.