

スパイク発火パターンの時間変化をとらえる

Estimation of the time-varying Rate and Irregularity of Neural Firing

下川 文明 (PY), 篠本 滋

Takeaki Shimokawa(PY) and Shigeru Shinomoto

京都大学大学院理学研究科

shimokawa@ton.scphys.kyoto-u.ac.jp

Abstract— We developed the Bayesian estimation method that allows us to estimate both the instantaneous rate and irregularity for a given spike sequence. We applied the Bayes estimation method to the experimentally recorded spike data, and revealed that there is a systematic correlation between firing rate and irregularity, and that the degree of the variability in the firing irregularity greatly depends on the cortical areas

Keywords— Neural Spike Trains, Bayes Estimation, Irregularity, Balanced Inputs

1 はじめに

近年我々は、個々の神経細胞毎に発生するスパイク列で異なった不規則性（発火パターン）がみられ、それが発火率変動や時間に対してある程度一定（図 1、横方向のみの変化）であることを明らかにした [1, 2]。しかし、実験タスクの内容によって不規則性が大きく変化する（図 1、縦方向にも変化）という研究報告もなされている。ただ、このような不規則性の推定においては、発火率変動の推定のようなシステマティックな推定手法はまだ考えられておらず、厳密に不規則性の変動について議論することは難しかった。そこで我々は不規則性と発火率の変動を同時に推定できる手法を開発し、さらにデータ解析を行った。

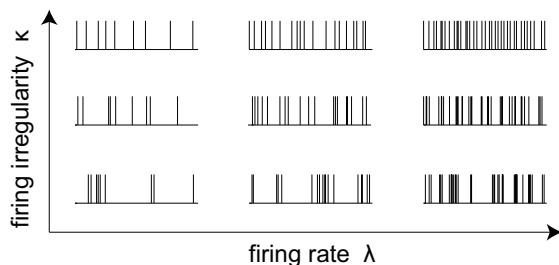


図 1: スパイク列の特性を発火率と不規則性の二次元空間で表した。横軸が発火率、縦軸が不規則性を表す。

2 Methods

本研究では、スパイク列は時間変動する 2 つのパラメータ、発火率 $\{\lambda(t)\}$ と不規則性 $\{\kappa(t)\}$ (図 2(a))、を

持つ確率過程により生じる (図 2(b)) と仮定し、それをベイズ法により推定する (図 2(c)) [3]。

今回、スパイクはガンマ過程により生じるものとする。ガンマ過程は ISI 分布がガンマ分布で与えられ、実験で得られる ISI 分布をよくフィットする。ガンマ分布は 2 つのパラメータ、発火率 λ と不規則性 (シェイプパラメータ) κ で特徴付けられる、

$$p(T; \lambda, \kappa) = \frac{\lambda^\kappa \kappa^\kappa}{\Gamma(\kappa)} T^{\kappa-1} \exp(-\lambda \kappa T). \quad (1)$$

大きな κ の値は規則的な発火、小さな κ の値は不規則な発火を表し、また $\kappa = 1$ はポアソン過程と一致する (それぞれ、図 1 の上段・下段・中段)。

今回、発火率と不規則性は時間によって変動する場合 $\{\lambda(t)\}$, $\{\kappa(t)\}$ を考えるので、スパイク列の発生確率は以下のように与えられる、

$$p(\{t_i\}_{i=0}^n | \{\lambda(t)\}, \{\kappa(t)\}) = \prod_{i=0}^{n-1} p(T_i | \lambda(t_i), \kappa(t_i)), \quad (2)$$

ここで、 $T_i \equiv t_{i+1} - t_i$ は i 番目の ISI を表す。

推定にはベイズ法を用いる。条件付確率 Eq.(2) を逆転させ、スパイク列 $\{t_i\}_{i=0}^n$ が与えられたときの、二つのパラメータ曲線 $\{\lambda(t)\}$, $\{\kappa(t)\}$ の確率を求める、

$$p(\{\lambda(t)\}, \{\kappa(t)\} | \{t_i\}_{i=0}^n; \gamma_\lambda, \gamma_\kappa) = \frac{p(\{t_i\}_{i=0}^n | \{\lambda(t)\}, \{\kappa(t)\}) p(\{\lambda(t)\}; \gamma_\lambda) p(\{\kappa(t)\}; \gamma_\kappa)}{p(\{t_i\}_{i=0}^n; \gamma_\lambda, \gamma_\kappa)}. \quad (3)$$

ここで、オーバーフィッティングを避けるため、事前分布として以下の様に $\lambda(t)$ と $\kappa(t)$ の大きな変動に対してペナルティを課す、

$$p(\{\lambda(t)\}; \gamma_\lambda) = \frac{1}{Z(\gamma_\lambda)} \exp \left[-\frac{1}{2\gamma_\lambda^2} \int_0^T \left(\frac{d\lambda(t)}{dt} \right)^2 dt \right], \quad (4)$$

$$p(\{\kappa(t)\}; \gamma_\kappa) = \frac{1}{Z(\gamma_\kappa)} \exp \left[-\frac{1}{2\gamma_\kappa^2} \int_0^T \left(\frac{d\kappa(t)}{dt} \right)^2 dt \right], \quad (5)$$

γ_λ と γ_κ はそれぞれ変動に対するペナルティの程度を表すハイパーパラメータである。これらの適切な値は周辺尤度 $p(\{t_i\}_{i=0}^n; \gamma_\lambda, \gamma_\kappa)$ 最大化により求められる。これによりデータに応じて自動的に適切な変動の時間スケールを決定することができる。

ハイパーパラメータを決定した後は、事後分布 Eq.(3) を最大化する $\lambda(t)$ と $\kappa(t)$ を推定値 (MAP 推定値) とすればよい。

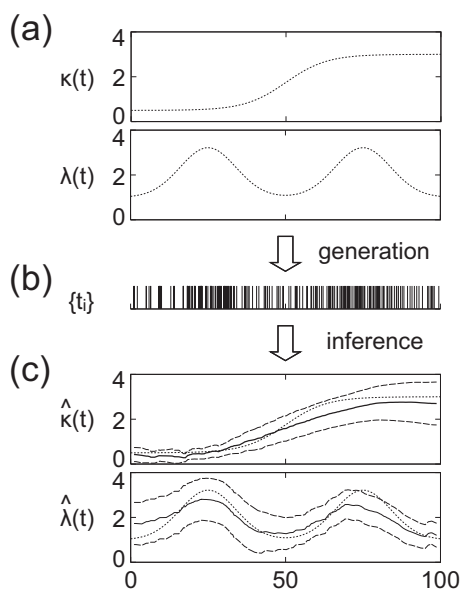


図 2: (a) 発火率 $\{\lambda(t)\}$ と不規則性 $\{\kappa(t)\}$ を持つガンマ過程により (b) スパイク列を生成した。(c) それをベイズ法により推定した。破線は推定値の 95% 信頼領域。

3 データ解析

この推定法をマカクザルの V1, MT, LGN で記録された実験データに適用した。データはウェブ上で公開されたデータベース "Neural Signal Archive" から得た。スパイクデータは麻酔下のサルに刺激 drifting sinusoidal grating を与えている間に測定されたものである。

今回、我々はニューロン内での発火率と不規則性の変動に注目し、解析を行った。図 3 (a) はそれぞれ V1, MT, LGN におけるニューロンの発火率・不規則性の可動領域を楕円でフィットしたものである一つの楕円が一つのニューロンを表している。また図 3 (b) は、楕円の中心を揃え、さらにパラメータ空間をフィッシャー情報量を用いて規格化したものである。この結果より、V1, MT といった大脳皮質では発火率の変動に対し、不規則性の変動が小さいことがわかる。それに対し、LGN といった視床では発火率と不規則性が同程度変動していることがわかる。

また、発火率と不規則性の正の相関が見られる。この相関は 2msec の不応期をガンマ過程に導入することでよく説明できる。

4 まとめ

今回、スパイクの時系列から発火率と不規則性の時間変化を推定する方法を紹介した。さらにそれを実験データに適用し、まず、不規則性の時間変化の程度が V1, MT といった皮質と LGN といった視床で大きく異なることを示した。これは皮質と視床でネットワークの構造が異なることを示唆している。また、皮質で不規則性の変動が小さいという結果は、皮質では興奮性・抑制

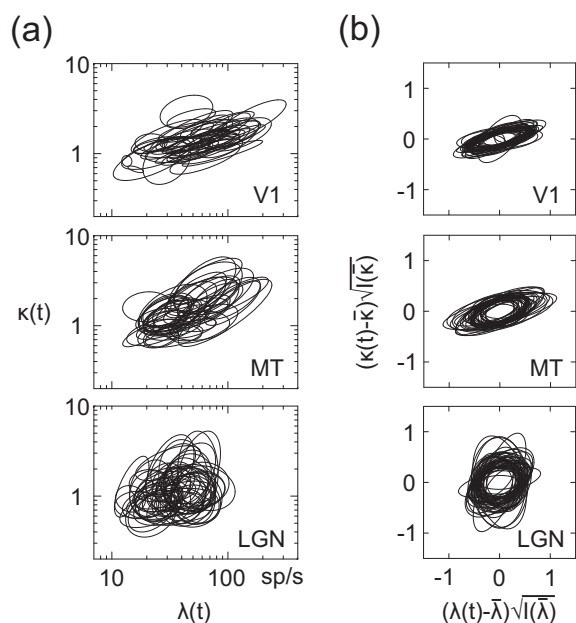


図 3: (a): 毎スパイク発生時刻における λ と κ の推定値の分布を二次元ガウス分布でフィットしたものである。一つの楕円が一つのニューロンを表す。(b): それぞれの楕円の中心を揃え、またパラメータ空間をフィッシャー情報量を用いて規格化した。

性の入力のバランスが保たれているという研究結果 [4] と一貫するものである。視床で入力のバランスが保たれているかどうか調べるのは興味深い課題だろう。次に、発火率と不規則性に相関が見られることがわかった。これは 2msec 程度の不応期で説明が可能である。

今後はこの推定手法を用いて、タスク課題に対応したスパイク発火パターンの詳細な時間変化を調べていきたい。

参考文献

- [1] S. Shinomoto, K. Shima and J. Tanji (2003) "Differences in Spiking Patterns Among Cortical Neurons." *Neural Computation*, **15**: 2823–2842.
- [2] S. Shinomoto, Y. Miyazaki, H. Tamura and I. Fujita (2005) "Regional and Laminar Differences in In Vivo Firing Patterns of Primate Cortical Neurons." *Journal of Neurophysiology*, **94**: 567–575.
- [3] S. Koyama and S. Shinomoto (2005) "Empirical Bayes interpretations of random point events." *Journal of Physics A*, **38**: L531–L537.
- [4] K. Miura, Y. Tsubo, M. Okada and T. Fukai (2007) "Balanced Excitatory and Inhibitory Inputs to Cortical Neurons Decouple Firing Irregularity from Rate Modulations." *Journal of Neuroscience*, **27**: 13802–13812.