

# 神経細胞の閾値下の膜特性と Spike-Triggered Average の関係

## Relation between Membrane Property and Spike-Triggered Average

大森 敏明 (PY)<sup>1,2</sup>, 青西 亨<sup>3,2</sup>, 飯田 宗徳<sup>1</sup>, 岡田 真人<sup>1,2</sup>

Toshiaki Omori(PY), Toru Aonishi, Munenori Iida, and Masato Okada

<sup>1</sup> 東京大学大学院新領域創成科学研究科 <sup>2</sup> 理化学研究所脳科学総合研究センター

<sup>3</sup> 東京工業大学大学院総合理工学研究科

omori@k.u-tokyo.ac.jp

**Abstract**— In order to elucidate the relation between neural coding and membrane property governing neuronal dynamics, we analytically derive the spike-triggered average (STA) of the spike response model (SRM). We show that the STA is proportional to the derivative of response kernel of the SRM. Furthermore, it turns out that consistent relation holds among three important indices: the STA, the response kernel of the SRM, and phase response curve.

**Keywords**— Spike-Triggered Average, Spike Response Model, Neural Coding, Membrane Property

### 1 はじめに

Hodgkin-Huxley 型の神経細胞モデルは、神経膜が示す電気的応答 (膜特性) を正確に記述する数理モデルである。これらのモデルは、現実の神経細胞がもつ膜特性を再現する上では有用だが、解析的な取り扱いが困難であり、脳における情報処理が膜特性によってどのように実現されているかは明らかにしていない。

Gerstner らが提案した Spike Response Model(SRM) は、カーネル関数により膜特性を直接的に記述する神経細胞モデルであり、生理学的な尤もらしさを保持しつつ、解析計算が容易である [1]。実際、SRM は Hodgkin-Huxley モデルの膜応答を高い精度で再現することが示されている [1]。従って、図 1 に示すように、SRM を出発点として神経情報処理や神経ダイナミクスを理論的に取り扱うことにより、神経細胞の膜特性が、我々の脳の情報処理や神経ダイナミクスをどのように実現しているかを明らかにできると考えられる。

本研究では、神経符号化に関する重要な指標である spike-triggered average (STA) に注目し、STA と spike-response model との関係を実験的に導出する。解析計算により、STA が SRM のカーネル関数の 1 階微分に比例することを示す。更に、STA, SRM ならびに位相応答曲線 (PRC) の 3 つの指標の間関係 (図 1) がコンシステントに成立することを示す。

### 2 理論

Spike-response model(SRM) の spike-triggered average(STA) を解析的に求め、細胞膜の電気的応答特性と神経細胞の符号化との間関係を導出する。

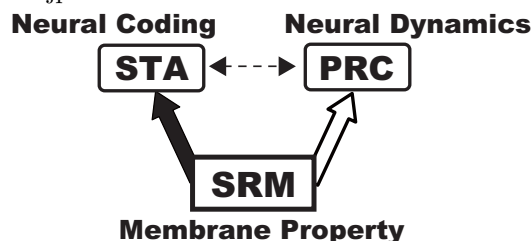


図 1: SRM, STA, PRC の関係。

### 2.1 モデル

神経細胞に対して、定常入力  $I_0$  とノイズ入力  $\xi(t)$  からなる電流  $I(t)$  が与えられる状況を考える。

$$I(t) = I_0 + \xi(t) \quad (1)$$

ここで、 $\langle \xi(t) \rangle = 0$ ,  $\langle \xi(t)\xi(t') \rangle = \sigma^2 \delta(t - t')$  である。

Spike-triggered average (STA) は、各発火を誘発する刺激列とスパイクの対応を表す指標である。STA,  $s(\tau)$ , は、発火時刻  $t_s$  から時間  $\tau$  前における入力の平均として次式のように表される。

$$s(\tau) = \langle \xi(t_s - \tau) \rangle \quad (2)$$

なお、本稿では、STA を時間変動する電流成分  $\xi(t)$  により定義する。

Spike response model(SRM) は、膜応答特性をカーネル関数で直接指定する神経細胞モデルである。閾値下のカーネル関数  $\kappa(t)$  とすると、膜電位は次式に従う。

$$v(t) = \int_0^t dt' \kappa(t - t') I(t') \quad (3)$$

### 2.2 Spike Response Model の Spike-Triggered Average の導出

SRM と STA の関係性を明らかにするために、SRM の初期通過時刻と STA の発火時刻を関連づける。

SRM の膜電位が初めて閾値  $\theta$  に達する時刻と、STA における発火時刻  $t_s$  が一致するとすると次式が得られる。

$$s(\tau) = \left\langle \int_0^\infty dt_s u(\nu - C(t_s)) \delta \left( \int_0^{t_s} dt \kappa(t_s - t) \xi(t) - H(t_s) \right) \right. \\ \left. \times \left( \kappa(0) \xi(t_s) + \int_0^{t_s} dt \kappa'(t_s - t) \xi(t) - H'(t_s) \right) \xi(t_s - \tau) \right\rangle \quad (4)$$

ここで、 $H(t) = -\int_0^t dt' \kappa(t - t') + \theta$ ,  $1 < \nu < 2$  とおいた。また、簡単のため、定常入力は  $I_0 = 1$  とした。式 (4) では、デルタ関数により SRM の発火時刻が検出される。更に、 $u(\nu - C(t_s))$  により発火回数  $C(t_s)$  が 1 回に限定される。ここで、 $C(t_s) = \int_0^{t_s + \epsilon} dt' \delta \left( \int_0^{t'} dt \kappa(t' - t) \xi(t) - H(t') \right) \left( \kappa(0) \xi(t') + \int_0^{t'} dt \kappa'(t' - t) \xi(t) - H'(t') \right)$

## Spike Response Model

である．ヘビサイド関数のフーリエ変換表示により，STA は次式のように表される．

$$s(\tau) = \frac{a_0}{2} + \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} d\omega \frac{\exp(i\omega\tau)}{i\omega} \sum_{n=0}^{\infty} \left( \frac{-i\omega}{n!} \right)^n a_n, \quad (5)$$

$$a_0(\tau) = \int_0^{\infty} dt_0 \langle \delta(x(t_0) - H(t_0)) (x'(t_0) - H'(t_0)) \xi(t_0 - \tau) \rangle \quad (6)$$

$$a_n \geq 1(\tau) = \int_0^{\infty} dt_0 \left( \prod_{i=1}^n \int_0^{t_i + \varepsilon} dt_i \right) \times \langle \left[ \prod_{i=0}^n \delta(x(t_i) - H(t_i)) (x'(t_i) - H'(t_i)) \right] \xi(t_0 - \tau) \rangle \quad (7)$$

ここで， $x(t_i) = \int_0^{t_i} dt \kappa(t_i - t) \xi(t)$  である． $a_0(\tau)$  において  $x(t_0)$  が小さいとして展開すると

$$a_0(\tau) \sim \int_0^{\infty} dt_0 \langle [\delta(-H(t_0)) x'(t_0) - \delta'(-H(t_0)) H'(t_0) x(t_0) - \delta(-H(t_0)) H'(t_0)] \xi(t_0 - \tau) \rangle$$

となる． $\langle x(t_0) \xi(t_0 - \tau) \rangle$ ， $\langle x'(t_0) \xi(t_0 - \tau) \rangle$  を求めることにより， $a_0(\tau) = \sigma^2 \frac{\kappa'(\tau)}{H'(T)}$  が得られる．但し， $H(T) = 0$  とした．次に  $a_n(\tau)$ ， $n \geq 1$  を評価する．式 (7) における  $b_n(\tau) = \langle \left[ \prod_{i=0}^n \delta(x(t_i) - H(t_i)) (x'(t_i) - H'(t_i)) \right] \xi(t_0 - \tau) \rangle$  を展開すると

$$b_n(\tau) \sim \langle \left[ \prod_{i=0}^n \{ \delta(-H(t_i)) + \delta'(-H(t_i)) x(t_i) \} (x'(t_i) - H'(t_i)) \right] \xi(t_0 - \tau) \rangle$$

が得られる．ここで， $\langle x'(t_i) \xi(t_0 - \tau) \rangle$  と  $\langle x(t_i) \xi(t_0 - \tau) \rangle$  を求めることにより  $a_n(\tau) = \sigma^2 \frac{\kappa'(\tau)}{H'(T)}$  を得る．

したがって，STA は

$$s(\tau) = \sigma^2 \frac{\kappa'(\tau)}{H'(T)} \quad (8)$$

に従うことが示される．すなわち，STA は SRM のカーネルの 1 階微分から求められることが示された．

### 3 結果

前節で導かれた理論を検証するために，まず，spike response model の数値実験を行う．Type I カーネル (図 2A) と Type II カーネル (図 2C) を用いて数値実験を行った．図 2B は Type I カーネルの場合の結果である．カーネルの 1 階微分として理論的に導かれる STA (図 2B 実線) が数値実験で求めた STA (図 2B 十字) によく一致している．Type II カーネルの場合でも，理論線が数値実験の STA とよく一致している (図 2D)．

次に，Hodgkin-Huxley 型のニューロンを用いて理論の検証を行う．図 2E, F は，Type I の Hodgkin-Huxley 型ニューロンの結果である．閾値下のカーネルは摂動刺激により図 2E のように求められる．このカーネルの微分により理論的に得られる STA は，数値実験での STA と同様の振る舞いを示した (図 2F)．更に，Type II の Hodgkin-Huxley 型ニューロンでも理論と数値実験の STA がよく一致する結果が得られる (図 2G, H)．

従って，我々の導出した理論が，Spike Response Model のみならず，より現実な神経細胞モデルである Hodgkin-Huxley モデルでも成立することが示された．

### 4 おわりに

本研究では，spike response model (SRM) と spike-triggered average (STA) との関係を実験的に導出した (図 1 黒矢印)．神経符号化に関する重要な指標である STA が，閾値下の膜応答特性を定める SRM のカーネ

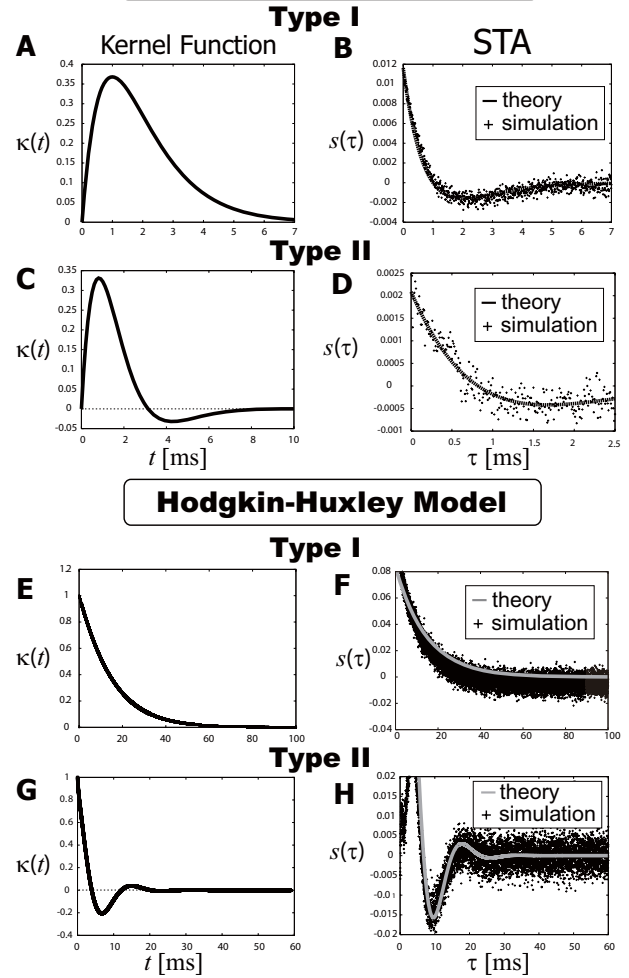


図 2: SRM のカーネル関数から理論的に推定される STA と数値実験で得られる STA . (A)–(D) . SRM の結果，(E)–(H) . Hodgkin-Huxley 型モデルの結果 .

ルの 1 階微分により求められることが示された．逆に，STA から SRM のカーネルを求めることも可能である．

ところで，我々は，これまでの研究で SRM と位相応答曲線 (PRC) が次の関係に従うことを導出している (図 1 白矢印) [2] .

$$Z(t) = \frac{\kappa(T - t)}{v'(T)} \quad (9)$$

先行研究で導いた SRM と PRC の関係 (9) と今回導いた SRM と STA の関係 (8) から，STA と PRC の関係が導かれる．

$$s(t) = -\sigma^2 Z'(-t) \quad (10)$$

式 (10) は，Ermentrout らが導出した STA と PRC の関係と一致している [3] . このように，SRM を基点とする理論的な枠組みにより，STA と PRC との関係をより明確に示すことができる．本研究や先行研究により，SRM のカーネル関数，STA，PRC の 3 者の関係が矛盾なく理論的に結ばれたことは，膜の応答特性，神経ダイナミクス，神経符号化の間の関係性の理解を深化させるものと考えられる．

### 参考文献

- [1] W. Gerstner and W. Kistler, *Spiking Neuron Models*, MIT University Press (2002).
- [2] 飯田，大森，青西，岡田，信学技報 NC2007-157; 飯田，大森，青西，岡田，日本物理学会 2007 年秋季大会講演概要集 (2007).
- [3] G. B. Ermentrout, R. F. Galan, N. N. Urban, *Phys. Rev. Lett.* 99, 248103 (2007).