

# 大脳皮質ニューロンの情報表現様式について

土 居 淳 子

## 1. はじめに

脳の情報処理活動を支えるものは中枢神経系である。中枢神経系はニューロン、グリア細胞、血管および脳脊髄液から構成されており、これらのうちニューロンが情報伝達の主要な担い手であると考えられている。

ニューロンは存在する場所によってその形態が少しずつ異なっているが、すべてのニューロンは、細胞核を中心部にもっている細胞体とよばれる部分と、それから出ている多数の樹の枝のような突起部分（樹状突起）、細胞体から1本だけ長く伸びた軸索から構成されている。軸索はニューロンの出力端に相当する。他のニューロンからの信号は樹状突起および細胞体においてシナプスを介して受け取り、このシナプスからの入力によって細胞体の膜電位が変化する。多数のシナプス入力の結果が統合され、細胞体の膜電位が発火閾値に達すると活動電位と呼ばれるインパルス状の電位変化が生じ、これが軸索を伝わり他のニューロンに伝えられる（ニューロン間の情報伝達は、コンピュータと同じ“全か無か”の法則に従う）。軸索末端は枝分かれしており、1個のニューロンは多数のニューロンに出力することが出来る。

ヒトの大脳には約100億個のニューロンがあるといわれ、個々のニューロンは樹状突起の形態的分化によって多数（ $10^3 \sim 10^4$ ）のシナプスを持つことができる。これらのニューロンが非常に複雑な神経回路網を構成し、感覚器からの情報を絶えず受け取り、それを処理し、個体の行動を決定している。

脳内での情報が“全か無か”の電気信号によって伝播されるとすると、ニュー

ーロンは情報をどのように表現し処理しているのだろうか。感覚神経の発火頻度は、物理的刺激の強度に応じて増加することが古くから知られている。皮膚の受容器は皮膚に加える刺激が強いほど、活動電位の発生頻度がそれにほぼ比例して高くなる。このような情報（今の場合は刺激の強さ）をニューロンの発火頻度で表現する方法は発火率表現（rate coding）と呼ばれ、感覚系の過程だけでなく、筋活動の制御過程などでも広く認められている。

一方、大脳皮質ニューロンについては、視覚をはじめとする感覚情報処理メカニズムの研究などにおいてその活動が解析されてきたが、その情報表現様式はまだ解明されていない。近年は、様々な実験で計測される大脳皮質ニューロンの発火間隔において、非常に大きな不規則性が一様に観測されることから、このような発火間隔の大きなばらつきの原因と役割は何かという問題が、大脳皮質ニューロンの情報表現様式の問題と結びついて盛んに研究されている [1, 2, 3, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15]。なぜ、大脳皮質ニューロンは*in vitro*スライス標本においては規則的な活動電位列を出力するのに、*in vivo*実験系では一定の感覚刺激に反応して不規則な発火活動を示すのだろうか。不規則に見える発火のタイミングにモールスコードのように何らかの情報が埋め込まれているのだろうか。それとも、不規則性は発火率表現に紛れ込んでいるノイズなのだろうか。

以下では、まず、この論争の口火を切ったSoftky and Koch (1993) の実験結果を紹介し、その後、この研究への代表的な反論であるShadlen and Newsome (1994, 1998) の考察を紹介する。最後に、単一ニューロンの代表的な確率モデルである拡散過程モデルを用いて、Shadlen and Newsomeが上記の考察で用いたIntegrate-and-fireモデルについて検討する。

## 2. 大脳皮質ニューロンの不規則活動

### —Softky and Koch (1993) の実験結果—

ニューロンの発火間隔 ( $T$ ) のばらつきの程度を測る指標として平均と標準

偏差の比：

$$CV \equiv \frac{\sqrt{V[T]}}{E[T]}$$

がしばしば用いられ、変動係数 (CV) と呼ばれる。発火活動が規則的になるほどCVは0に近づき、完全に周期的ならCV=0となる。発火間隔のばらつきが大きくなるほどCVの値は大きくなり、Poisson過程のように前後の発火活動と無関係にでたらめに発火している場合にはCV=1となる。Poisson過程は、毎時刻ごとの活動電位の生成確率はその前後の活動と無関係に独立に決まる記憶のない確率過程で、この場合、発火間隔分布は指数関数で表される。発火頻度の平均値を $\mu$ とすると、時間幅 $t$ の間に $k$ 個のスパイクが出力される確率はPoisson分布

$$P\{N(t) = k\} = \frac{\mu^k}{e^{-\mu t}} k!$$

で与えられる。このPoisson過程は発火間隔の平均と標準偏差が同じという非常にランダム性の強いモデルである。運動ニューロンや一次感覚ニューロンなどの発火活動は比較的周期的でその発火間隔ヒストグラムはある平均値のまわりに分布する形状を示すが、大脳皮質ニューロンの場合にはCVの値が1に近いことが多く、そのヒストグラムも指数分布状に長い尾を持つことが多い。

Softky and Koch (1993) は覚醒しているマカク猿の一次視覚野 (V1野) とMT野のニューロンの発火活動を次の2つの指標を用いて詳細に調べ、それらがPoisson過程に非常に近いことを示した。

- ・ 発火間隔の平均と変動係数の関係
- ・ 一定刺激によって引き起こされる活動電位の数の分散と平均の関係

図1はマカク猿の一定条件下でのV1野およびMT野のニューロンの発火活動の不規則性の特性を表した図で、横軸が平均発火間隔、縦軸が発火間隔の変動係数 (CV) である。平均発火間隔が30msec以下の比較的高い発火率のデータ

のみがプロットされているが、活発に活動しているニューロンでも、その発火間隔のCVは0.5から1前後となり、非常に不規則に発火していることが分かる。また、両領域のニューロンにおいて、平均発火間隔が長くなるにつれてCVが増加する傾向が認められる。一方、平均発火間隔が20msec以上でCVの減少が見られるが、これはCVの推定方法に起因してCVが過小評価されることによる推定誤差と考えられる。V1野のニューロンの方が若干発火率が高い傾向にあるが、それ以外の統計的な違いは二つの領域間では認められない。

図2は一定刺激下においてニューロンが一定時間内に放出する活動電位の数 $S$ の平均（横軸）と分散（縦軸）をプロットした図である。図中の直線は発火活動がPoisson過程である場合の $S$ の平均と分散の関係を示しており、特に、MT野のニューロンにおいてPoisson的な振る舞いが顕著であることがわかる。

Softky and Koch (1993) はこれらの実験により、大脳皮質ニューロンの一定条件下での発火活動が完全なランダム過程（Poisson過程）に非常に近いことを示した。さらに、興奮性シナプス入力のみを受け取るIntegrate-and-fireモデルのシミュレーション結果を元に、大脳皮質ニューロンは従来考えられてきた積分器（integrator）ではなく一致検出器（coincidence detector）であると主張した。ニューロンへのシナプス入力同期したときのみ大脳皮質ニューロンは出力していると考えないと、大脳皮質ニューロンで広く観察される不規則発火活動を説明できないと主張したのである。

しかし、従来の単一ニューロン活動の確率モデルの研究において、入力として抑制性入力を考慮することによってモデルニューロンの発火活動がより不規則になることが知られており [16]、彼らのこの主張はあまり受け入れられていない。Shadlen and Newsome (1994) は、興奮性シナプス入力と同程度の抑制性シナプス入力をもつIntegrate-and-fireモデルを用いて、大脳皮質ニューロンは積分器であり、情報は発火率で表現されるという強烈な反論を行っている。

表1：大脳皮質ニューロン発火活動の統計的均質性  
Shadlen and Newsome (1998) から引用

応答特性	近似値
発火率	0-200 spikes/sec
発火間隔分布	指数分布に近い
単位時間当たりの活動電位の数の分散	分散は平均の 1 - 1.5 倍
発火率の調整に要する時間	1つの発火間隔、5-10msec 以内

### 3. 大脳皮質ニューロンは積分器 (integrator) である —Shadlen and Newsome (1994, 1998) の仮説—

この節では、Shadlen and Newsome (1994, 1998) に基づいて、大脳皮質ニューロンは発火率表現 (rate coding) によって情報を伝達する積分器であり、個々のニューロンの著しく不規則な発火活動は大脳皮質ニューロン特有の問題に起因する2次的な現象であるという主張を紹介する。

#### 3.1 大脳皮質ニューロンの生理学的特性

大脳皮質ニューロンは3000 - 10000個のシナプス結合を持ち、そのうちの85%が興奮性シナプスであると推測されている。また、大脳皮質のコラム構造を反映して、シナプス結合の半数以上は半径100-200 $\mu$ m以内にあるニューロンに由来する。小脳では数種類のニューロンが比較的単純なパターンで配線されているのに対して、大脳におけるニューロンの配線の詳細は十分には分かっていない。

大脳皮質では、個々のニューロンの発火の活動レベルや不規則性は情報伝達の過程であまり変化しない。同一の大脳皮質コラム内にあるニューロンは共通の生理学的性質を持っており、あるニューロンにシナプス入力しているニューロン (より低次の) も、そのニューロンの出力先のニューロンも似通った性質を持っている。表1は大脳皮質ニューロンの統計的な均質性をまとめたものである。個々のニューロンの発火活動の不規則性とその統計的性質の保持はどの

ような仕組みでおこなわれているのだろうか。

### 3.2 High-input regime

従来、大脳皮質ニューロンのように発達した樹状突起をもつニューロンでは、シナプスの位置によって各シナプス入力が細胞体の膜電位に与える効果は異なり、細胞体から離れた位置でのシナプス入力の影響は非常に小さいと考えられてきた。中枢神経系ニューロンにみられる不規則な発火活動は背景活動 (background activity) と呼ばれ、大きく広がった樹状突起の末端部から入力される無数の、しかし、一つ一つはあまり意味のない信号によって引き起こされると考えられてきた。

しかし、近年の実験技術の進歩により、大脳皮質ニューロンにおける個々の興奮性シナプス入力は、シナプスの位置に関係なく、静止膜電位から発火閾値に達するのに必要な量の3-10%もの膜電位変化を生じさせることが分かってきた。抑制性入力を考えなければ、10-20msecの時間内に10-40個の入力がある度にニューロンは発火することになる。3000-10000個のシナプスを持つニューロンを考えよう。今、それらのうちの10-40個のシナプスだけから100spikes/secのペースで興奮性入力があると仮定すると、ニューロンは100spikes/sec程度のペースで発火することになる。もし、100個程度の興奮性シナプスから入力を受け取るとすると、そのニューロンは200spikes/sec以上の速いペースで発火することになり、これ以上の入力を受け取ったとしても、発火率は飽和してしまい、もはやニューロンは出力を増やすことは出来ない (表1参照)。

同一コラム内のニューロンはその生理学的性質を共有しているから、あるニューロンが発火する条件下では、そのニューロンが出力するニューロンに同じく投射しているニューロンの多くも発火する。したがって、実際のニューロンでは一定刺激下でより多くのシナプスが活性化すると予測され、発火率の飽和が容易に発生する。Shadlen and Newsomeは、このような多くの興奮性シナプス入力が常に存在する状況を“high-input regime”と呼び、皮質下部位でよく見られる少数のシナプス入力がニューロンの応答を決定する状況と区別している。

### 3.3 Integrate-and-fireモデル

High-input regime下で刺激の強さに応じた段階的な出力を作り出すニューロンというのはどのようなものであろうか。

Integrate-and-fireモデルは、ニューロンへの入力時間の積分によって細胞の膜電位が徐々に上昇し、ある閾値を越えるとスパイクが生成されるという現象に着目したモデルで、ニューロンの膜電位変化を次のような微分方程式で表す。

$$\frac{dV(t)}{dt} = -\frac{V(t)}{\tau} + I(t) \quad (1)$$

$$V(t) = V_0, \quad \text{if } V(t) \geq S, \quad (2)$$

ただし、 $V(t)$ は膜電位、 $I(t)$ は入力電流、 $S$ は発火閾値である。入力電流 $I(t)$ は時定数 $\tau$ によって減衰しながら積分され、膜電位 $V(t)$ が閾値 $S$ を越えるとスパイクが生成され、同時に膜電位は初期値 $V_0$ にリセットされる。

彼らは、high-input regime下にあるintegrate-and-fireモデルニューロンが大脳皮質ニューロンとして適切な発火率（ $\sim 200$ spikes/sec）、かつ、各シナプスからの入力頻度と同程度の発火率を出力するための3つの可能性を示し、それぞれの妥当性をシミュレーションにより具体的に検討している。3つの可能性とは次の通りである。

#### 1. 発火閾値が高い場合

発火閾値が高く、発火閾値に達するのに多くのシナプス入力を必要とする場合。

#### 2. 膜の時定数 $\tau$ が非常に小さい場合

シナプス入力により膜電位が上昇しても、膜の時定数が大きいためすぐに静止膜電位に減衰してしまう場合。

#### 3. 抑制性シナプス入力と興奮性シナプス入力と同程度ある場合

興奮性シナプスと同数の抑制性シナプスを導入し、抑制性シナプスから入力があった場合には膜電位が減少する。膜電位はシナプス入力を統合しながら発火閾値下で上下両方向にランダムウォークする。

図3はこれら3つの可能性を表すモデルとシミュレーションによる出力を図示したものである。1の発火閾値が高い場合は、ニューロンへの入力ランダムであっても、その出力は非常に規則的になる(図3B, C)。2の膜の時定数が小さい場合には、複数のシナプスからほぼ同時に入力がある場合のみ、膜電位は発火閾値に達することができる。したがって、ニューロンはシナプス入力の同期を検出する一致検出器(coincidence detector)として機能する(Sofky and Koch (1993)の立場)。ニューロンは適当な発火率を保ちつつ、非常に不規則な活動を示す(図3D, E)けれども、high-input regime下では、非現実的に小さい時定数 $\tau$ が要求され、皮質ニューロンのモデルとしては適当でない。3の抑制性シナプス入力興奮性シナプス入力と同程度ある場合には、生理学的に妥当なパラメータの値を用いて、適当な発火率を保ちながら不規則な発火を再現できる。ただし、膜電位は発火閾値下でランダムウォークするため、静止膜電位よりはるかに低い値まで達する可能性がある。モデルではこのような過分極を防ぐために、抑制性入力は膜電位が静止膜電位より高い場合のみ有効としている。

図4Aは300個の興奮性シナプスと同じく300個の抑制性シナプスを持つintegrate-and-fireモデルニューロンの入出力特性である。各興奮性シナプス入力による膜電位の変化量は静止膜電位から発火閾値に至るのに必要な量の15分の1と設定されている。横軸が各シナプスにおける単位時間当たりの入力スパイク数(モデルニューロンに出力しているニューロンの発火率)、縦軸がモデルニューロンの発火率である。バランスの取れた興奮性と抑制性の入力を受けることにより、モデルニューロンの発火率が、モデルニューロンへの入力とほぼ同じに保たれている。

図4Bは興奮性および抑制性入力が600個の場合である。白丸および点線は他のパラメータをAと同じに設定したときの入出力応答で、モデルニューロンの出力は各シナプス入力のおよそ2乗に比例し、各シナプス入力の発火率よりやや大きくなる。このままでは情報伝達の過程でニューロンを介する毎に、ニューロンの発火率が大きくなり、数ステップ後にはニューロンの発火率は飽和し



てしまう。また、皮質ニューロンの発火率の均質性も保たれない。黒丸と直線は発火閾値を1つのシナプス入力に25倍に引き上げた時の入出力応答である。各シナプス入力の効果をおよそ半減すると、ニューロンは再びシナプス入力と同程度の発火率となる。このようなシナプス入力の効果の減少は慣れ (adaptation) と呼ばれ、実際の視覚ニューロンにおいても報告されている。

### 3.4 Integrate-and-fire ニューロンの発火間隔の不規則性

上記の考察から、バランスのとれた興奮性・抑制性シナプス入力を利用することによって、integrate-and-fireモデルはhigh-input regime下で入力の強さに応じてその平均出力を段階的に調整可能であること示された。しかし、抑制性入力を利用することによって、個々の発火間隔は不規則なものとなる。図5 Bは様々なパラメータでのモデルニューロンの発火間隔の変動係数分布である。変動係数の平均は0.87で、0.8-0.9の範囲に集中している。入力スパイク列 (Poisson過程で、変動係数は1) と比べるとやや小さくなるけれども、非常に強い不規則性を示すことがわかる。

Shadlen and Newsome (1998) は、このようなニューロンの出力の不規則性が入力スパイク列の不規則性に由来するものではなく、たとえ個々のシナプスからの入力がある程度規則的であってもモデルニューロンの出力の不規則性はあまり変化しないことを示している。このことは、モデルニューロンの不規則な発火活動は個々の入力スパイク列の不規則活動を反映しているものではなく、バランスのとれた興奮性・抑制性シナプス入力に積分されるというシナプス統合のメカニズムそのものに由来するものであることを示唆している。また、このようなメカニズムのもとでは、ニューロンがその出力スパイク列の時間構造に何らかの情報を埋め込んだとしても、その情報が次のニューロンの出力に反映される可能性は非常に小さいと予想される。

以上のような考察からは、皮質ニューロンの不規則な発火間隔はhigh-input regimeでのシナプス統合の結果であり、シナプス入力の時間的な構造に関する情報を反映したものではないことが示唆される。

### 3.5 冗長性、相関、信号の正確性

大脳皮質ニューロンは積分器であり、その不規則な発火間隔自体は副次的なものだとすると、皮質ニューロンはやはり発火率表現を用いて情報を伝達していることになる。すると、大脳皮質の構造に大きな制約が生じる。非常に不規則な発火間隔から発火率を正確に推定するためには最低数個の発火間隔が必要であるから、迅速に、例えば1発火間隔のオーダーで情報を伝達するためには多数のニューロン集団が同じ情報を伝達する必要がある（以下では、これを冗長性と呼ぶ）。

しかも、大脳皮質での情報処理は低次から高次へと非常に多段階の階層構造によって行われることを考えると、この冗長性を皮質ニューロンの大多数のニューロンに要求するためには、ニューロンへの各シナプス入力も独立ではありえない。実際、Shadlen and Newsome (1994) によれば、隣接する皮質ニューロンの発火活動の平均相関係数は0.12であった。

ニューロンへのシナプス入力も互いに独立ではなくある程度の相関があるとすると、情報伝達性能に何らかの制約が生じることが予想される。図6は入力間の相関が情報伝達の確実性に与える影響を示している。横軸はニューロン集団の数、縦軸は1平均発火間隔にニューロン集団から受け取るスパイクの数の標準偏差をその期待値（この場合はニューロンの数）で割ったもので、単位時間（平均発火間隔）内での不確実性を表している。

単一ニューロンの場合には情報伝達の不確実性は100%である。パラメータ  $\bar{r}$  は入力の平均相関係数である。弱い相関がある場合、ニューロン集団の数を増やしても不確実性は  $\sqrt{n}$  に漸近するだけでそれ以上は減少しない。平均相関係数  $\bar{r}$  が0.2の100個のニューロン集団からの情報伝達に含まれる不確実性は、互いに独立な5個のニューロン集団、あるいは、単一ニューロンの発火活動を平均発火間隔の5倍の時間にわたって観測した場合の情報伝達の不確実性とほぼ同程度となる。冗長性は情報伝達の上を上げるための戦略であるから、入力に多少の相関が生じたとしても、当初の目的は達成できることが分かる。

また、 $\bar{r}=0.2$ の場合に限らず他の現実的な相関係数の場合においても、入力

ニューロン集団の数が50-100個で情報伝達の不確実性はほぼ漸近値に近づき、それ以上ニューロンの数を増やしても情報伝達の確実性はあまり変化しない。このことは、50-100個のニューロンからなるニューロン集団が大脳皮質での最小の情報伝達単位を構成している可能性を示唆している。これ以上の数のニューロンからなるニューロン集団を構成すると、確実性があまり改善しないにもかかわらず、ニューロン間で共有する入力割合が増えてしまうから、これ以上のニューロンの数を増やす利点はあまりない。実際、大脳皮質カラム内の第5層のピラミッド細胞の樹状突起部にあるニューロンの数は約100個であることが報告されている。

以上のShadlen and Newsomeによる考察をまとめると、次のようになる。

1. 大脳皮質ニューロンは積分器であり、発火率表現を用いて情報伝達を行っている
2. *In vivo*実験系で観測される皮質ニューロンの不規則な発火間隔は、大脳皮質特有のhigh-input regimeという環境で発火率表現により情報伝達を行うために大脳皮質ニューロンが適応した結果としてもたらされたものであり、それ自身に意味はない。
3. 非常に不規則な発火間隔で活動するニューロンを用いて迅速な情報伝達を行うための戦略として、大脳皮質では100個程度のニューロン集団を情報伝達の基本単位としている可能性がある（冗長性）。

#### 4. Integrate-and-fire モデルの発火活動の不規則性について

Newsome and Shadlen (1998) で用いられたintegrate-and-fireモデルの発火間隔の変動係数の平均は0.87で0.8から0.9の間に集中していた（図5）。しかし、実際の大脳皮質ニューロンの発火間隔の変動係数は1より少し大きな値となることも多い（図1）。また、単位時間当たりの発火回数の分散／平均比は、一定視覚刺激下での視覚野のニューロン活動の場合にはほとんどの場合に1-1.5の範囲に入るのに対して（表1）、彼らの用いたモデルの場合には0.7から0.8の

間に集中する。彼らはこの矛盾を説明するために様々な考察を行っているが、本稿ではintegrate-and-fireモデルの拡散近似モデルであるOrnstein-Uhlenbeck (OU) 過程モデルを用いて、彼らのシミュレーション結果と実際の実験結果との矛盾は、モデルのパラメータを少し修正することによって解決できる可能性があることを示す。

OU過程モデルはニューロンへの入力を白色ガウスノイズと仮定した場合のintegrate-and-fireモデルである。OU過程モデルではニューロンの膜電位 $V(t)$ は次のような確率微分方程式で表される：

$$dV(t) = (-V/\tau + \mu)dt + \sigma dW(t), \quad P\{V(0) = 0\} = 1, \quad (3)$$

ただし、 $\tau$ は膜の時定数、 $\mu$ は細胞への平均入力、 $\sigma^2$ は入力のばらつきの幅を表すパラメータである ( $-\infty < \mu < \infty$ ,  $\sigma > 0$ ,  $\tau > 0$ )。このモデルでは、OU過程である膜電位 $V$ が静止膜電位 (今の場合は0) から一定閾値 $S$ に達するまでの時間をニューロンの発火間隔とみなす。

このOU過程モデルにおいて適当な位置 $V = V_l < 0$ に反射壁を導入したモデルを考えよう。反射壁を設けることによって、膜電位が $V_l$ より低くなる (この現象を過分極と呼ぶ) ことを防ぐことが出来る。制約のないOU過程モデルの発火間隔の変動係数はモデルパラメータにより0から $\infty$ までの様々な値をとるが、反射壁を持つOU過程モデルの場合には、発火間隔の変動係数がとり得る値は大きく制限されることが報告されている [6]。

次のような比を考えよう。

$$\alpha = \frac{S}{S - V_l}.$$

制約のないOU過程の場合には $V_l = -\infty$ であるから $\alpha = 0$ 、反射壁が静止膜電位0に近づくとつれて、 $\alpha$ は1に漸近する。発火間隔の変動係数の上限はこの比 $\alpha$

に依存して、次のような式で表される (図7) :

$$\text{変動係数の上限} = \frac{\sqrt{6} \sqrt{1 - (1 - \alpha)^4}}{3 \cdot 1 - (1 - \alpha)^2}.$$

Shadlen and Newsome (1998) が用いたモデルでは膜電位が静止膜電位以下の場合に抑制性シナプス入力を無効としているので、これはOU過程モデルで反射壁が静止膜電位の直下にある場合に相当する。このとき $\alpha=1$  (厳密には1に非常に近い値) であるから、彼らのモデルに対応するOU過程モデルの変動係数の上限は約0.82となる。この値は彼らのモデルのシミュレーション結果と非常に近い。このことは、彼らのシミュレーションで得られたintegrate-and-fireモデルの発火間隔の変動係数の値は「抑制性シナプス入力は膜電位が静止膜電位以下の場合には無効となる」というモデルの設定によって発生したものであることを示唆している。

図8は、 $V_r = -10\text{mV}$ とした場合の様々な入力パラメータに対するOU過程モデルの出力特性を表す図で、横軸に平均発火間隔、縦軸に発火間隔の変動係数をプロットしている。 $V_r = -10\text{mV}$ という設定は生理学的にそれほど不自然なものではない。この場合の変動係数の上限は約1.1である。この結果は図1のマカク猿の視覚野ニューロンの発火特性と類似であるから、静止膜電位以下のある程度の値まで膜電位が変化することを許容するモデルに変更することにより、Shadlen and Newsomeのintegrate-and-fireモデルの振る舞いは実際のニューロンにより近いものに修正できることが予想される。

## 参考文献

- [1] Burkitt AN (2001) Balanced neuron: Analysis of leaky integrate-and-fire neurons with reversal potentials. *Biol Cybern* 85:247-255.
- [2] Christodoulou C and Bugmann G (2000) Near Poisson-type firing produced by concurrent excitation and inhibition. *Biosystems* 58:41-48.
- [3] Christodoulou C and Bugmann G (2001) Coefficient of variation vs.

- mean interspike interval curves: What do they tell us about the brain? *Neurocomputing* 38-40: 1141-1149.
- [ 4 ] Feng J and Brown D (1999) Coefficient of variation of interspike intervals greater than 0.5. How and when? *Biol Cybern* 80:291-297
- [ 5 ] Feng J and Brown D (2000) Impact of correlated inputs on the output of the integrated-and-fire model. *Neural Computation* 12:671-692.
- [ 6 ] Inoue J, Sato S and Ricciardi LM (1997) A note on the moments of the first-passage time of the Ornstein-Uhlenbeck process with a reflecting boundary. *Ricerche di Matematica* Vol.XLVI, fasc.1<sup>o</sup>: 87-99
- [ 7 ] Mazurek ME and Shadlen MN (2002) Limits to the temporal fidelity of cortical spike rate signals. *nature neuroscience* 5: no.5 may 2002, 463-471
- [ 8 ] Salinas E and Sejnowski TJ (2000) Impact of correlated synaptic input on output firing rate and variability in simple neuronal models. *J. Neurosci.* 20: 6193-6209
- [ 9 ] Sanger TD (2003) Neural population codes. *Current Opinion in Neurobiology*13: 238-249
- [10] Shadlen MN and Newsome WT (1994) Noise, neural codes and cortical organization. *Current Opinion in Neurobiology* 4:569-579
- [11] Shadlen MN and Newsome WT (1995) Is there a signal in the noise? *Current Opinion in Neurobiology* 5:248-250
- [12] Shadlen MN and Newsome WT (1998) The variable discharge of cortical neurons: Implications for connectivity, computations, and information coding. *The Journal of Neuroscience* 18:3870-3896
- [13] Softky WR and Koch C (1993) The highly irregular firing of cortical cells is inconsistent with temporal integration of random EPSPs. *J. Neurosci.*13: 334-350
- [14] Softky WR (1995) Simple codes versus efficient codes (1995). *Current Opinion in Neurobiology* 5:239-247

- [15] Steinmetz PN, Manwani A and Koch C (2001) Variability and coding efficiency of noisy neural spike encoders. *Biosystems* 62: 87-97.
- [16] Tuckwell HC (1988) *Introduction to Theoretical Neurobiology vol.2 Nonlinear and Stochastic Theories*, Cambridge University Press

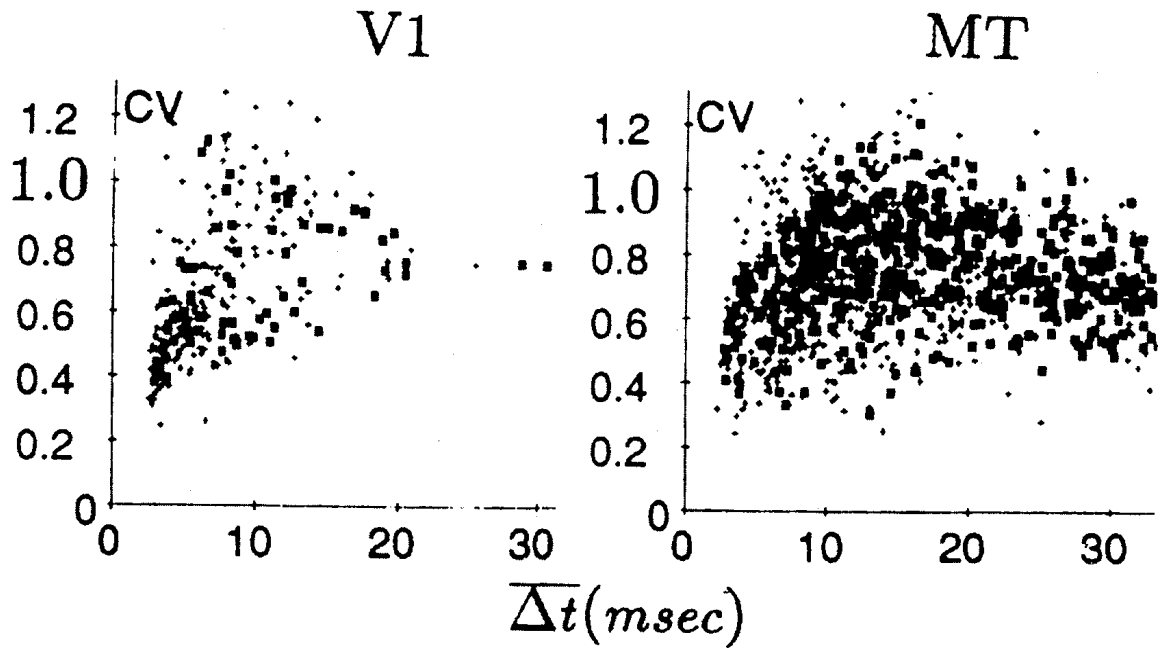


図1：一定視覚刺激下におけるマカク猿のV1野とMT野のニューロンの発火活動の不規則性。横軸は平均発火間隔、縦軸は発火間隔の変動係数 (CV)。Softky and Koch (1993) から引用。

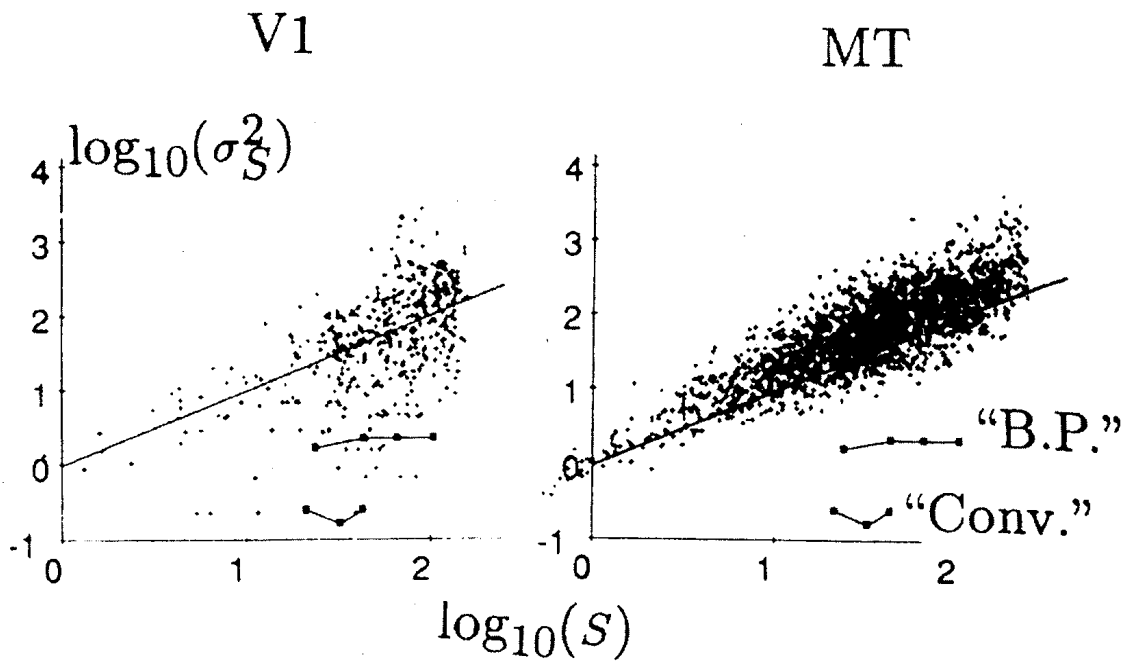


図2：サル大脳皮質ニューロンの一定時間当たりの発火回数とその分散。横軸は単位時間当たりの発火スパイクの個数の平均、縦軸はその分散をそれぞれ対数スケールでプロットしたもの。直線はPoisson過程の単位時間当たりのイベントの数の平均と分散の対数をプロットした。Softky and Koch (1993) から引用。



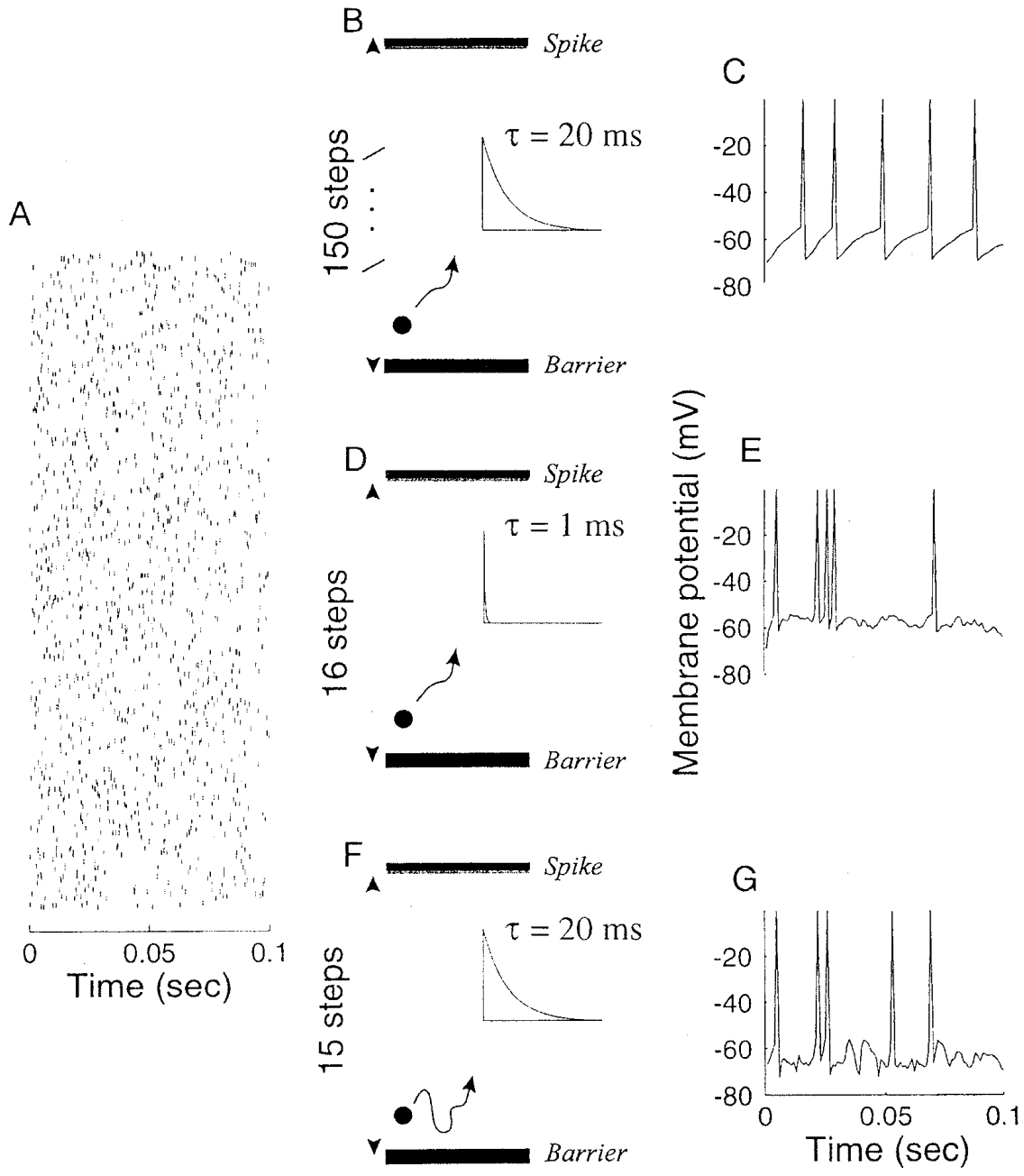


図3：High input regimeにおけるシナプス統合の3つのモデル。A：モデルニューロンへの興奮性シナプス入力群。各シナプスからのスパイク列が点として横方向に描かれている。B,C：興奮性シナプス入力のみで膜の時定数が20msecの場合。発火閾値の高さは1シナプス入力の150倍（150ステップ）とした。D,E：興奮性シナプス入力のみで膜の時定数が1 msecの場合。発火閾値は1シナプス入力の16ステップ。F,G：300の興奮性シナプス入力と同数の300の抑制性入力を持つモデル。発火閾値の高さは1興奮性シナプス入力の15ステップで、膜の時定数は20msec。上記すべての場合に、各シナプスからの入力平均50spikes/secのPoisson過程であり、モデルニューロンの出力もおよそ50spikes/secである。Shadlen and Newsome (1994) から引用。

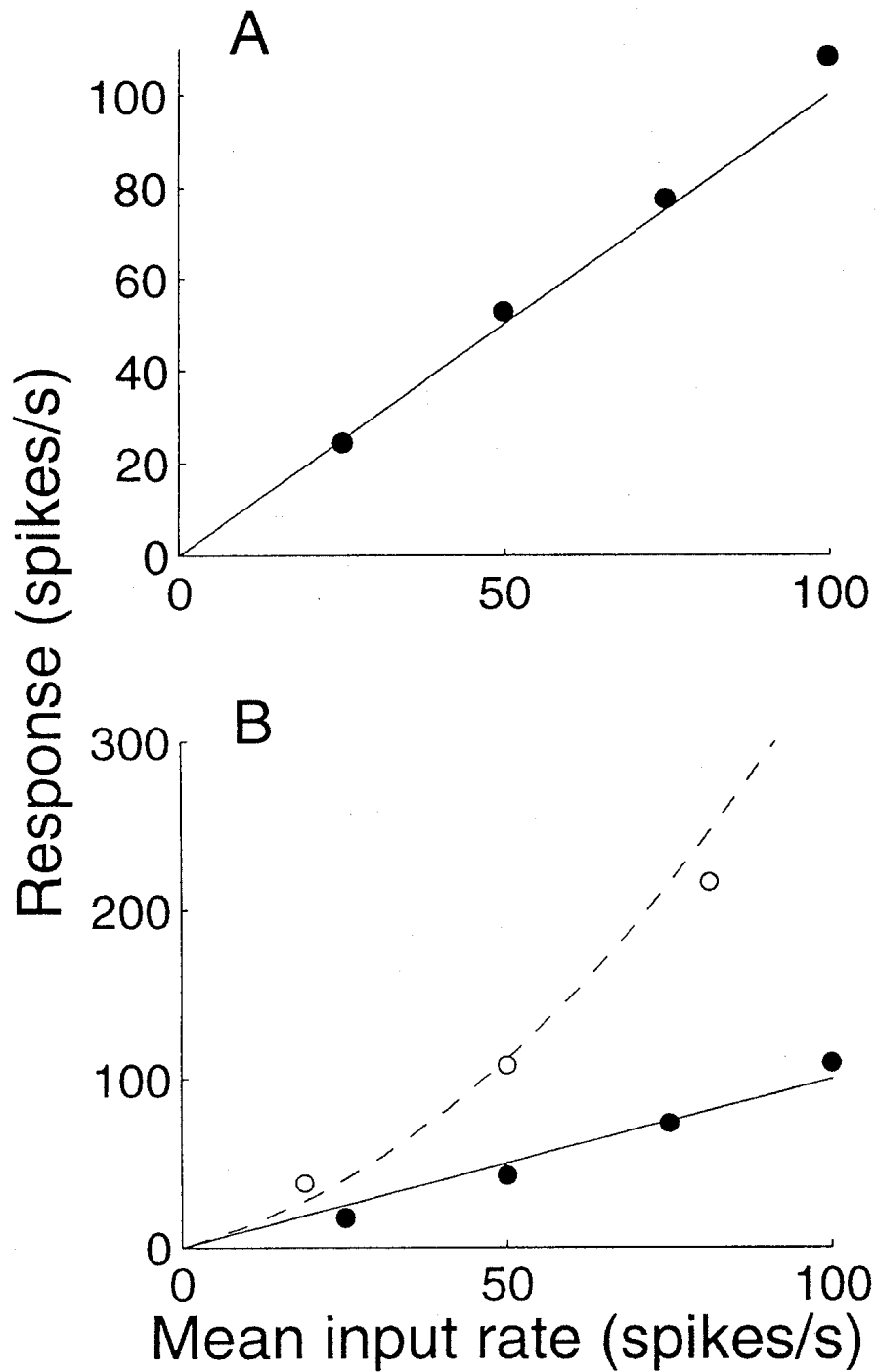


図4：ニューロンの応答範囲（response dynamic range）の保存。横軸が各シナプスからの平均入力率（単位時間当たりの平均スパイク数）で、縦軸がモデルニューロンの発火率（単位時間当たりの出力スパイク数）。A：300の興奮性入力と300の抑制性入力を持つモデルのシミュレーション結果。発火閾値の高さは15ステップ、 $\tau = 20\text{msec}$ 。B：600の興奮性入力と600の抑制性入力を持つモデルのシミュレーション結果。白丸は発火閾値の高さは15ステップ、 $\tau = 20\text{msec}$ の場合。黒丸は発火閾値を25ステップの場合。Shadlen and Newsome (1998) から引用。

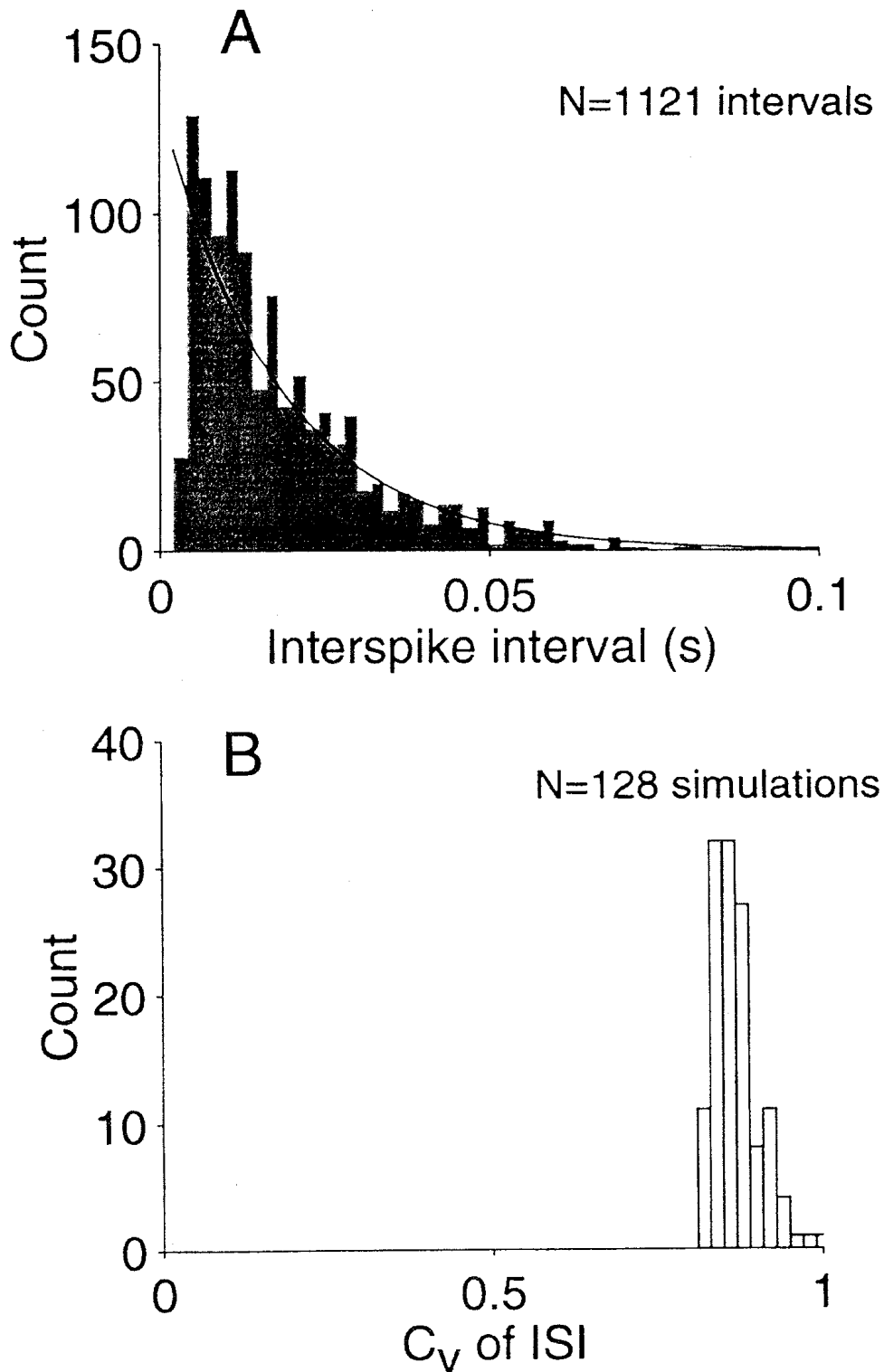


図5：発火間隔のばらつき。A：入力頻度が各50spikes/secの300の入力を持つモデルの発火間隔ヒストグラムの一例。B：様々な入力頻度の300および600の入力を持つ128のモデルから得られた発火間隔の変動係数の分布。Shadlen and Newsome (1998) から引用。

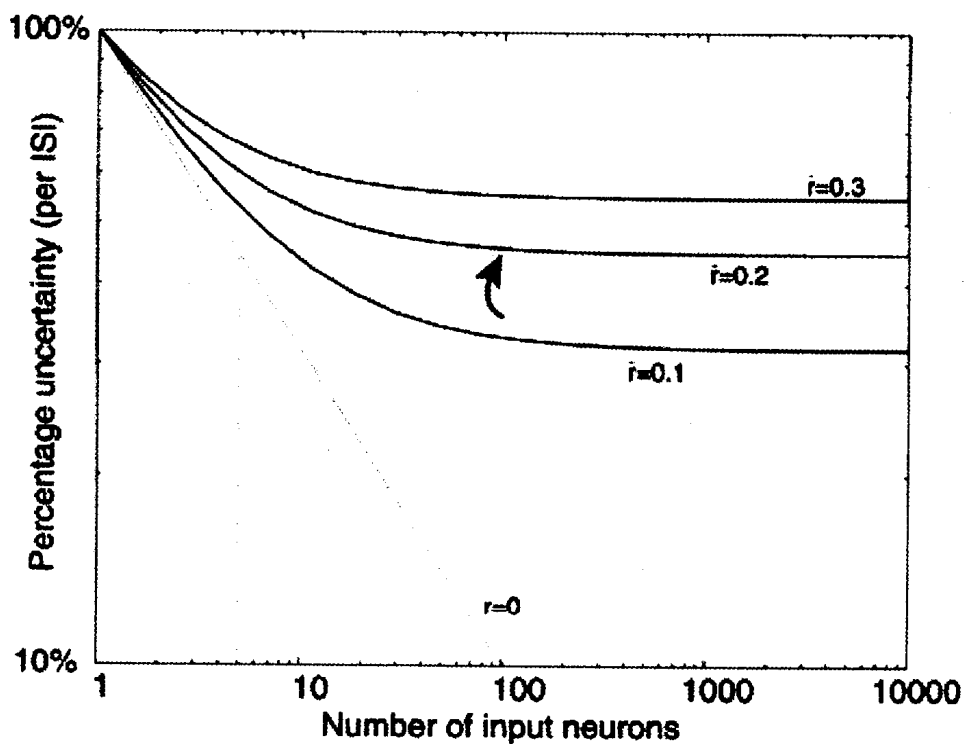


図 6：入力間の弱い相関は情報の符号化の确实性を制限する。Shadlen and Newsome (1998) から引用。

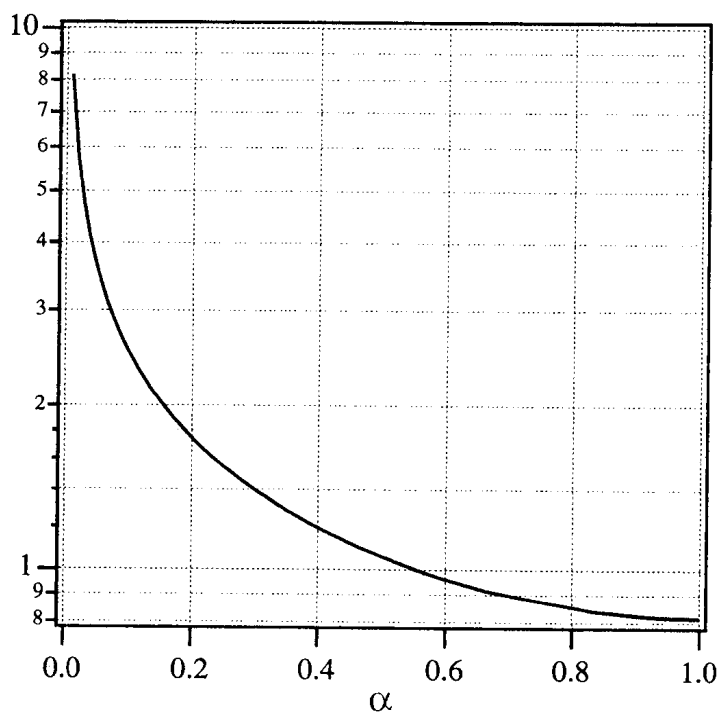


図 7：反射壁をもつ Ornstein-Uhlenbeck 過程の一定閾値への初通過時間の変動係数の上限。

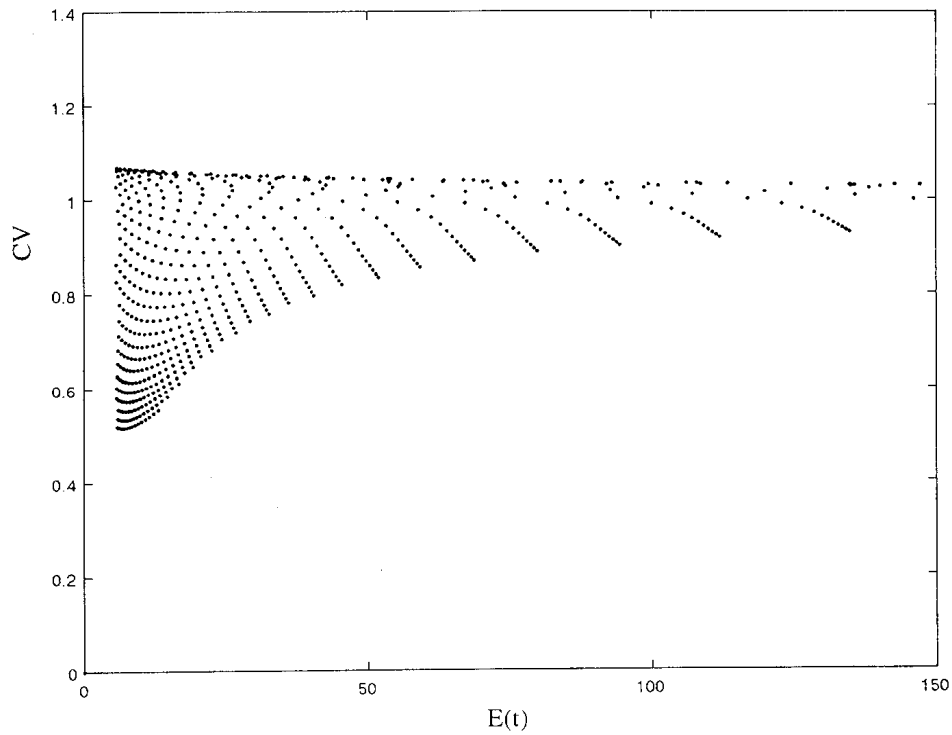


図 8 : 反射壁を持つOU過程モデルおよび逆転電位モデルの発火間隔の平均vs変動係数。横軸が平均、縦軸が変動係数。ただし、 $S = 10\text{msec}$ 、 $V_i = -10\text{msec}$ 、 $\tau = 5.8\text{msec}$ とし、OUモデルについては入力パラメータを  $\sigma = [1, 30]\text{mV/msec}^{1/2}$ 、 $\mu = [-10, 10]\text{mV/msec}$ の範囲の様々な組み合わせのモデルニューロンの発火間隔の平均と変動係数をプロットした。ただし、平均発火間隔が時定数以下になる場合は除いた。