

# 遅延時間を利用した刺激強度変化検出 神経回路網

八木 寛・板倉 秀明

In this paper, we describe about a hypothetical neural network which can detect the changes of the strength of stimuli.

The network is composed of some neuron models which have time delays, spatial summation, and firing thresholds.

## 1. 緒 言

生物の神経系は数多くの神経細胞から成っており、とりわけ脳においてはこれらが複雑にからみあい、知覚という非常に重要な情報処理が行なわれている。神経細胞自体はきわめて単純な機能しかそなえていないが、われわれ人間のような高度な知的活動をおこなうことができるのは、ほかならぬこの単純な神経細胞の組み合わせ、いわゆる回路に帰因するのである。このことはある知的活動を理解することは即、神経系各部の神経回路の構造を明らかにし、その結合の網を解いてゆくことにより神経集団としての神経系の機能を把握することになるのである。

神経回路の構造を明らかにしていく上において、実際の脳について組織学的に調べることはその複雑さと、生体を対象とする研究がすべて直面する、生命活動を維持させ続けながら特性を把握せねばならないという困難さのため容易ではないと思われる。

しかしながら、生体から分離された神経細胞単体の特性については Hodgkin らの研究によってかなり明らかになっているので、その神経細胞がそなえている電気的活動性をモデル化した神経細胞モデルを用いて、生理学的な神経応答を示す際の神経回路の構造を推定しようという試みがなされてきている。

本研究では特に、生物が感覚受容器で受け入れた刺激の強さが変化した時、その変化を検知できる、いわゆる微分的な機能をもつことに注目し、神経細胞モデルを用いてこの機能を実現できる神経回路網

を構成しようとするものである。

この場合、実際の知覚神経系では入力側は周波数変調波として与えられ、刺激の強さに関する情報はパルス間隔の大小で与えられるので、このパルス間隔の大きさに変化がみられた時、その変化を示すパルスが出力として得られるよう回路を構成する。

## 2. 神経細胞の概要とモデル化

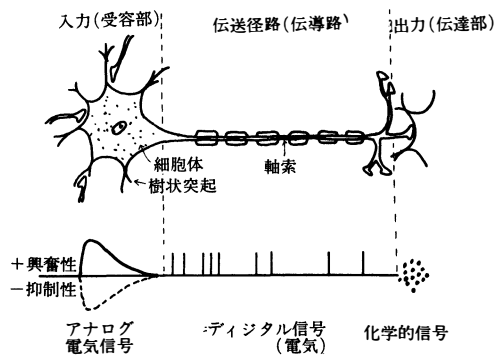


図-1 神経細胞の模式図

神経細胞は図1に示されているように、三つの基本的要素から成っている。第一は、入力側で外的な刺激を受け入れ、これをアナログ的な電気信号に変換する受容部分で細胞体表面と樹状突起がこれにあたる。このアナログ電気信号は細胞体の中心で、他の部分から受け入れられた信号と総合したり減じたりしてそれをデジタルなインパルスに変換する。

第二の伝送経路は軸索部分で、デジタルな信号はこの中を不減衰的に忠実に伝わる。第三の出力側は軸索終末で、信号を次の神経細胞へ伝える伝達部分である。この軸索終末にはシナプス小胞とよばれる化学物質を多く含んだものがあり、軸索終末に到達したスパイク電位により化学伝達物質をその小胞から分泌し、この化学物質に情報を託す。放出された化学物質は次の神経細胞のシナプス下膜に作用してシナプス後電位とよばれる電位変化を生ずる。この後電位は、放出される化学物質の違いにより興奮性、抑制性の2種がある。

本研究で用いた神経細胞モデルでは、実際の神経細胞がもつ特性のうち次のものを考慮した。

- (1)入力には興奮性と抑制性の2種類ある。
  - (2)興奮性シナプス後電位、抑制性シナプス後電位は大きさ、波形は等しく極性のみに差異があるものとする。
  - (3)一つの神経細胞から他の神経細胞への情報伝搬にはシナプス遅延とよばれる遅延時間がある。これは軸索終末にスパイク電位が到達してから次の神経細胞にシナプス後電位を発生するまでに要する時間である。
  - (4)各神経細胞ごとに閾値をもつ。シナプス後電位がこの値以上であれば発火してスパイク電位を発生する。
  - (5)空間的加重性を考慮する。すなわち、一個の神経細胞に二つの興奮性入力がか同時に加えられた場合は加重され、神経細胞の閾値に達すれば出力パルスを発生する。この場合の応答の様子を閾値を変えて図2、および図3に示す。
- また、一方が興奮性、他方が抑制性の入力の場合、同時に入力されると互いに打消し合い出力パルスを発生しない。(図4)

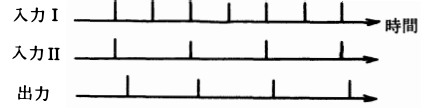
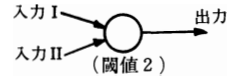
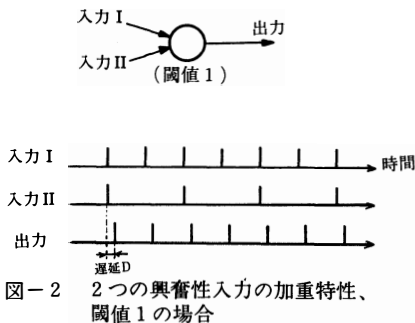


図-3 2つの興奮性入力の加重特性 閾値2の場合

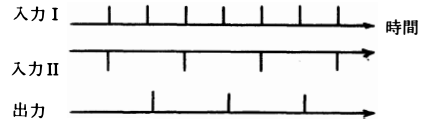


図-4 興奮性、抑制性入力の加重特性

以上の諸特性をもつ神経細胞を用いて回路を構成する。

### 3. 刺激強度変化検出回路網

神経細胞が他の神経細胞へと情報伝達をする場合、軸索分岐をせずに行なうことはほとんどなく、大部分の場合側枝を出して多数の神経細胞に同時に情報伝達を行ない情報処理をしている。この好例として、脊髄の後根にインパルスを送ると、屈筋の運動神経細胞からは、かなり長い時間にわたりインパルスの発射が起こり、この現象から神経細胞が他の介在する神経細胞に刺激を伝達する前に分岐している回路が考えられる。これを多重鎖神経網というが、そこにおいては入力刺激に含まれているある特定の認識されるべき情報が出力側に共振の結果として観測されるのである。図5にその例をあげる。図中神経細胞は、細胞体を円で、軸索を直線で示し、また先端の矢印は興奮性入力を示すものとする。

入力刺激 $V_1$ は直接シナプス $S_1$ を通して神経細胞 $N_1$ に入るとともに、一方分岐により神経細胞 $N_2$ にも伝達され、この細胞からの出力 $V_2$ がシナプス $S_3$ を通して神経細胞 $N_3$ に伝達され、そこにおいて $S_1$ からの刺激との加重がなされる。図5の回路に $\tau$ なる間隔の刺

遅延時間を利用した刺激強度変化検出神経回路網

激が加えられた場合につき検討する。話しを簡単にするために入力を模式的に書き図6のように示す。いまシナプス径路 $S_1$ を通る信号とシナプス径路 $S_2$ を通る信号の間に、ちょうどパルス間隔 $\tau$ と同じ値の時間差が存在する神経回路に入力刺激 $V_1$ が与えられると、 $V_2$ なる出力は $V_1$ より $\tau$ だけ遅れた波形を示す。これが神経細胞 $N_1$ において加重されるので、神経細胞 $N_1$ の細胞体での電位を考えると $V_3$ なる出力が得られる。神経細胞 $N_1$ は閾値を越えた信号に対してのみ出力として発生する。

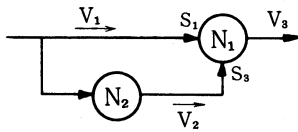


図-5 興奮性介在神経細胞

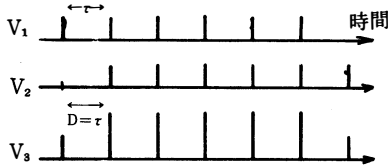


図-6 図5の回路の動作

(入力と出力の比較のため  $S_1, S_3$ のシナプス遅延を無視する)

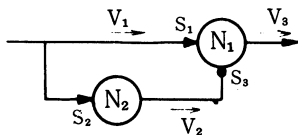


図-7 抑制性介在神経細胞

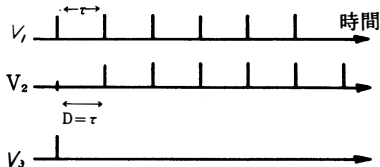


図-8 図7の回路の動作

次に、側枝が抑制性シナプスを通して加重される図7の回路について応答を調べる。図中黒丸印は抑制性入力を示す。刺激信号 $V_1$ が $\tau$ なる間隔をもつ場合、 $V_2$ 信号は抑制性の介在神経細胞 $N_2$ を通ることで、 $\tau$ 遅れて神経細胞 $N_1$ に到達し加重される。こ

の場合のシナプス後電位的一方が興奮性であり、一方が抑制性であるので互いに打消し合う。したがって $V_3$ にはその両者の重なり合わない部分の信号のみが出てくるのである。(図8)

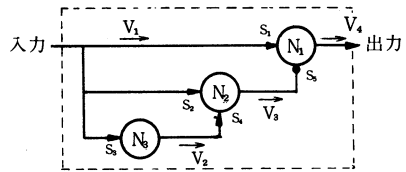


図-9 基本回路

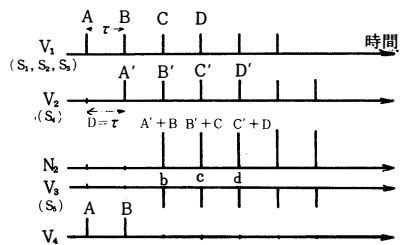


図-10 図9の回路の動作・遅延 $D=\tau$

図9は筆者らにより構成された基本回路である。この回路においては軸索遅延による時間差は一律に $D$ であるとする。また神経細胞 $N_1, N_3$ は1個のパルスで閾値に達し発火するが、神経細胞 $N_2$ は $N_1, N_3$ の約2倍の閾値をもち、2個のパルスが同時に入力された時初めて閾値に達し発火するものとする。刺激 $V_1$ は直接シナプス $S_1$ を通して $N_1$ に入るとともに、一方分枝により $N_2$ 細胞、 $N_3$ 細胞にも伝達される。 $N_3$ 細胞からの出力 $V_2$ はシナプス $S_4$ を通して $N_2$ 細胞に伝達され、そこにおいてシナプス $S_2$ からの信号との加重がなされる。その出力 $V_3$ は遅延 $D$ の後、 $N_1$ において $V_1$ と加重される。この場合のシナプス後電位は、一方が興奮性であり一方が抑制性であるので同時に到達した場合には互いに打消し合う。したがって $V_4$ にはその両者の重なり合わない部分の信号のみが出てくるのである。

図10にパルス間隔 $\tau$ をもった規則的なパルス列 $V_1$ が $D=\tau$ の遅延をもつ回路に入力された場合の回路の情報処理の様子を示す。

入力パルス列 $V_1$ のうち早く到達するパルスから順にA,B,C,D...とする。まずパルスAがシナプス $S_1, S_2, S_3$ に同時に到達し、 $N_1, N_3$ では発火してパルス

を発生しパルスAが出力 $V_4$ として得られるが、 $N_2$ ではAだけでは発火しない。それ故Aより $\tau$ 後に $N_1$ に到達したパルスBに対しては $N_2$ から抑制入力を加えることはなく、出力としてパルスBを得る。 $N_1$ にパルスCが到達した時、それより $\tau$ 秒前に $N_2$ に到達していたA'とBが加重されて閾値に達し発火して生じたパルスbがパルスCに対して抑制として作用し、互いに打消し合うためパルスCは出力としては得られない。パルスD以後のパルスも同様に抑制を受け出力としては出ないことになる。

以上のような過程により、刺激パルス列 $V_1$ が同じ間隔をもつ2個以上のパルスの連続からなると仮定すれば、その間隔と同じ値の遅延時間をもつ回路を通過した後は2個のパルスしか出力されない。

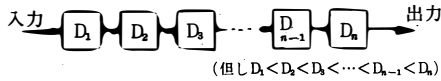


図-11 図-9の回路の直列接続

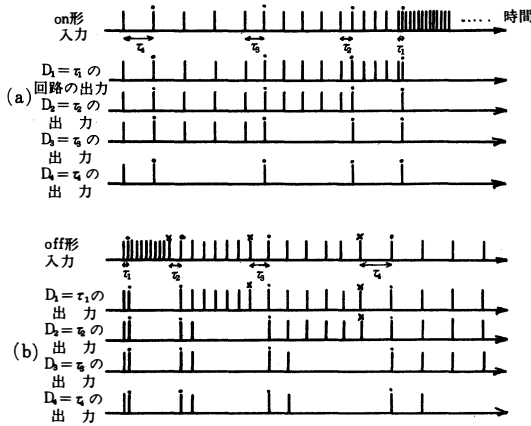


図-12 図11の回路のon形入力、off形入力に対する動作

このように図9の回路は一種の帯域抑制器の作用をするわけである。ところがパルス間隔 $\tau$ をもつパルス列は遅延時間が $2\tau, 3\tau, \dots$ など $\tau$ の倍数である回路においても抑制を受けてしまう。図11では遅延Dの値を様々に変え、その値の小さな回路から順に直列に接続されている。すなわち間隔 $\tau$ のパルス列は遅延 $\tau$ の回路でのみ抑制を受け、 $\tau$ の倍数の遅延をもつ回路には入力されないのである。

図11の回路網は刺激パルス列の間隔の変化のしかたによって次の2種の異なる応答を示す。このような

刺激の変化のしかたは実際の神経系においてよくみられるものである。

第一に、大きなパルス間隔をもつパルス列から、それに比べて小さなパルス間隔をもつパルス列が続いた時、すなわち、刺激の大きさが弱から強に変化した時、変化したあとのパルス（図中●印）1個のみが出力として得られる。（図12a、これをon反応形応答と呼ぼう）

逆に、刺激が強から弱に変化した時、間隔が変化した後の2個のパルスが出力されてそれを示すことになる。（図12b、これをoff反応形応答と呼ぼう）

このようにon反応形応答とoff反応形応答というように入力の違いにより差異が生ずるのは以下の理由による。すなわち図10に示したことから明らかのように、図9に示した回路では、 $\tau$ をもつパルス列における任意のパルスは、その一つ前のパルスと二つ前のパルス、すなわち時間 $\tau$ 以前のパルスと $2\tau$ 以前のパルスの加重したものの抑制を受けて消去されるのである。それに対して図11の回路網では間隔の小さなパルスから消去してしまうためoff反応形応答の場合、図12bで×印をつけたパルスが前の段階で消去されてしまうため、間隔変化後2個目のパルスは抑制を受けることなく出力パルスとして得られることになるわけである。

#### 4. 検 討

図11において、回路の数に関しては、入力パルス列のとりうるパルス間隔の数によって決まるものであるが無限のものではない。入力パルス列の最小間隔は1個のパルス発生後の絶対不応期の長さにより制限され、また最大間隔は閾値の大きさと加重性の関係により決定されうる。また1個の神経細胞に同時に入力された2個のパルスの加重性にも帯域幅があると考えられる。すなわち実際のシナプス後電位は数ミリ秒間の時間経過をもつため、任意な一定時間内にもう一つの後電位が入力されると加重して閾値に達する。そのことにより帯域幅が存在するものと考えられるので回路の数は有限しか存在しないものと考えられる。帯域幅については文献にあげたReissの論文に詳しく述べられている。<sup>1)</sup>

実際われわれ人間においては、音楽会などで聴く独奏やオーケストラなどの音色がリズムカルなとき

### 遅延時間を利用した刺激強度変化検出神経回路網

には、音楽を聴いていると意識しているにもかかわらず、単調な連続音になるとあまり意識しなくなる。しかし単調音が終了した時点で音楽会の終演を知覚するということがよくみられる。また、次のような心理物理学的な現象もよく知られている。山の静かな発電所や変電所などに勤務する従業員は発電機や変圧器の単調なうなり音を聴いて無意識状態にあるが、急に発電機の回転速度の変化がみられた時などの異常性には敏感に反応を示すといわれている。また、近年さげばれている騒音問題についての例をあげると、単調でリズムカルな音は比較的騒音として感じないが、リズムの乱れや複雑な音色をもつ雑音はきわめて不快感を与えるとされている。このような変化の激しい情報は余り変化のない情報に比して快、不快を与える程度が大きいことを物語るもので、変化に関する何らかの情報が意味をもっていることを示す。これらの現象はいずれも、微分的変化をとらえているものと考えられる。

本研究で構成したような微分的な機能をもつ回路網の存在については、聴覚神経系においては、中脳の下丘、間脳の内側膝状体に、さらに大脳皮質になると音刺激の変化にのみ応答する回路が多くなっていることが報告されている。また Lorente, De. No はウサギの脳に刺激を与えた実験で得た応答結果から、介在している神経細胞を組み合わせた回路を推定しているが、その中に本論文で構成した回路に類似した型の多重鎖神経網も推定されている。<sup>2)</sup> しながら、実際の中枢神経系に関する知見があまりに貧弱なため、理論の基礎となるべき設定条件自体にもまだまだ大きな問題が残る。

ここでは刺激の強度変化の検知という機能のみについて考えたが、人間はパターン認識などまだまだ非常にすぐれた機能をもっている。それらの機能の解明について今後の研究が期待される。

電子通信学会 48年10月9日  
北陸支部連合大会

### 参考文献

- 1) Reiss, R. F.  
A Theory of Resonant Networks.  
In Neural Theory and Modeling.  
Stanford Univ. Press (1964)
- 2) Lorente De No  
Analysis of the activity of the chains  
of internuncial neurons.  
J. Neurophysiology. 1. 207~244 (1938)
- 3) Sid Deutch.  
Models of the neurons system.  
John Wiley & Sons. (1967)
- 4) 八木 寛  
神経系情報工学 電気書院 (1974)

受付 昭和48年11月12日