

# 神経可塑性と状態の生成 Neural Plasticity and Origin of State

太田 宏之<sup>\*1</sup>  
Hiroyuki Ohta

西田 育弘<sup>\*1</sup>  
Yasuhiro Nishida

<sup>\*1</sup> 防衛医科大学校生理学講座  
National Defense Medical College, Department of Physiology

The firing rate pattern of a network with a definite number of neurons during an experimental task with multiple trials is considered to represent a defined certain idea within the scope of the task. However, if the network includes delay elements for a time-scale conversion from a fast firing chain to a slow firing chain, then the firing rate representations of an idea will be inconsistent. Therefore, it is possible to think of the slow firing chains as having an ability to include and combine multiple varying fast firing chains. Moreover, supposing the functional loop between the fast and slow firing chains, a recursive composition is considerable. Based on this view, it can be reasoned that the functions of the nervous system is not only to represent ideas, but also to facilitate the composition and combination of information to generating recursive ideas as a result.

## 1. はじめに

樹上のリンゴに手を伸ばすとき、我々は一連の行動を秒単位で実現する。一方、中枢神経系はミリ秒単位で動作しており、ミリ秒単位と秒単位間の時間スケールの変換が必要である。ミリ秒単位で生ずる発火の連鎖のみで秒単位の一連の行動を制御することは不可能ではないかもしれない。しかし、制御側に秒単位で動作する機構が無いと、一貫したスムーズな行動を実現する事は不可能であろう。本稿では、そのような時間スケールの変換という観点から、神経系における「状態」概念にまつわる問題について、概念的な観点と現状知られている神経素子の特性の両面から検討する。

われ並列に持続した複数のプロセスの一断面に対して、状態 S という外的な指定が可能であるというだけであって、持続したプロセスの多様性と潜在性を考慮していないのではないか、という問題提起である。

同様の議論がある動物の神経系の動作を外から記述しようとした際にも成り立つ。状態表現のための単位として、通常、適当な時間幅および適当なニューロン群における複数回試行中の発火数から求められた発火率が採用される。これはあくまでも同一刺激条件下での繰り返し試行における定常的な現象の記述である。これを状態 S と同一視することは可能ではあるが、その同一視は何らかの外的な計測結果(たとえば行動実験の結果)との相関に依拠し、同一視が原理的に根拠づけられているわけではない。ここで前述の持続したプロセスの多様性と潜在性に関する指摘を具体的な実装もしくは生理学上の問題として検討したい。問題点の把握を容易にするため、ヘップのセル・アセンブリ理論に時間遅れ素子を導入した場合を検討する。

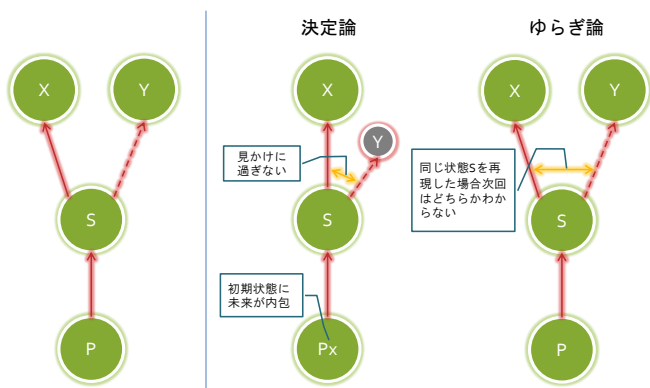


図1 選択的状況における2つの捉え方

## 2. 状態と持続の関係をセル・アセンブリから見る

ある人物が選択的状況に置かれた際の状態遷移図を図1に示す。現在の状態 S は未来の状態 X か Y を選択できる位置にある。決定論的立場であれば、S には既に X か Y かを選択した結果が内包されており、確率論(ゆらぎ論)的立場であれば、X か Y かは、ゆらぎによって決定されるものとなる。これは、決定の問題に対する二通りの標準的な捉え方であるが、ベルクソンはこの二分法に対して問題提起を行った[Bergson 1899]。すな

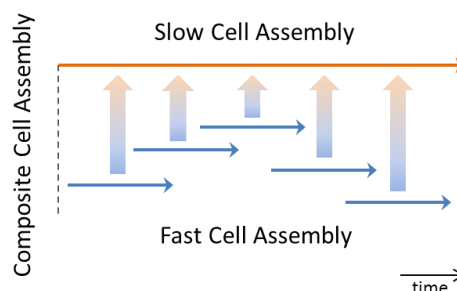


図2 遅いセル・アセンブリと速いセル・アセンブリ

セル・アセンブリとは、同期的な発火の連鎖によって随時形成されるニューロン集団を指す。個々のニューロンは異なる複数のセル・アセンブリに重複して参加し、ニューロン集団内や集団間の機能的結合をヘップ則等の可塑性によって変化させ、随時大小のセル・アセンブリを形成する[櫻井 2010]。ここで、一つのセル・アセンブリの中に、高頻度の繰り返し入力によって徐々にスパイクが連続的に発生する時間が延長して行き、入力途絶後もしばらく発火するような、時間遅延素子として機能し得るニューロンが含まれている場合を想定する。これは冒頭で述べたような理由からその必要性が想定・仮定される。時間遅延素子として機能するニューロンを含むものを Slow Cell

連絡先: 太田宏之, 防衛医科大学校生理学講座, 埼玉県所沢市並木3-2, 042-995-1225(内線 2227), ohta@ndmc.ac.jp

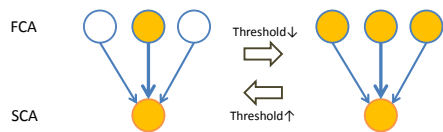
Assembly(SCA)と呼び、そうではないものを Fast Cell Assembly(FCA)と呼ぶこととする。さらに SCA が可塑性によって複数の FastCA と合わさってセル・アセンブリを構成した場合に Composite Cell Assembly(CCA)と呼ぶこととする(図 2)。

### 3. 受容野の変化とその受容

SCA が複数の FCA を包含するメカニズムの候補について検討する。時間スケールの違いから FCA と SCA は一対一に対応しないと思われる。そこで、大きな単位になりうる SCA から見た FCA の変化を扱う。ここで受容野という概念を感覚受容器に限定せず、当該ニューロンを発火させるシナプス前ニューロンの集合として一般化して利用する。SCA に属するニューロンの受容野に、FCA が包含・除外される3つのメカニズムを取り上げる。

#### 3.1 Post-Synaptic Modulation

シナプス後ニューロンの発火を引き起こす単体のシナプス前ニューロンの和集合



シナプス後ニューロンの発火を引き起こすシナプス前ニューロンの積集合

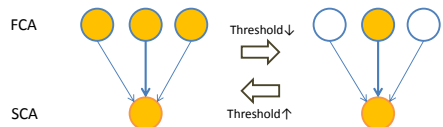


図 3 シナプス後ニューロンの閾値の変化による受容野の変動

最初に、受容野の変化を引き起こす最も単純な例を示す。神経修飾物質やその他の理由によって SCA に属するニューロンの閾値が下がる場合、弱いシナプス結合でも発火の可能性が高まるため、シナプス後ニューロンの発火を引き起こす単体のシナプス前ニューロンの和集合は拡大する(図 3)。図中の矢印線の太さはシナプス結合の強度を示す。なお、シナプス結合数が少なく、少数のニューロンの発火でシナプス後ニューロンが閾値に達する場合は、和集合で受容野を表現しても良いが、シナプス結合数が多く、多数のニューロンの発火が無いと閾値に達しない場合は、積集合で受容野を表現する必要がある。

受容野が拡大している間に可塑的变化が起きた場合、SCA は FCA との複合セル・アセンブリ(CCA)を構成し得る。逆に、閾値が上がると受容野が縮小している間に可塑的变化が起きた場合、CCA は解消しうる。可塑的变化は、シナプス前・後ニューロンの同期的発火や、ドーパミン等の各種神経修飾物質によって発生する。

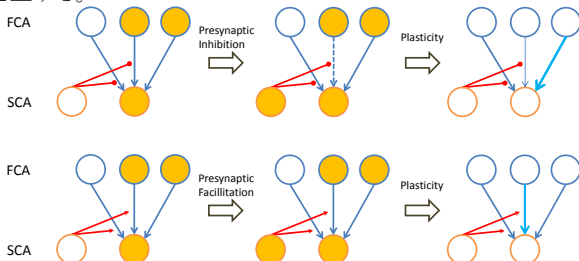


図 4 シナプス前抑制・促進による受容野の変動

#### 3.2 Pre-Synaptic Modulation

SCA に属するニューロンへのシナプス結合において、シナプス終末が他のニューロンからのシナプス前抑制を受ける場合、シナプス伝達が抑制され、受容野が一時的かつ部分的にマ

クされる(図 4)。受容野のマスクが行われている間に可塑的变化が発生すれば、受容野に含まれていた FCA とのセル・アセンブリ(CCA)が解除される。逆に、シナプス終末が他のニューロンからのシナプス前促進を受ければシナプス伝達が増強され、受容野が一時的かつ部分的に拡大する。受容野が拡大している間に可塑的变化が発生すれば、受容野に含まれていた FCA とのセル・アセンブリ(CCA)が構成される。

#### 3.3 Inter-Synaptic Modulation

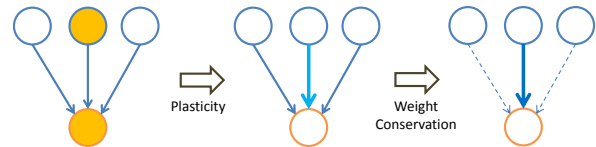


図 5 シナプス結合強度のシナプス間調整

あるシナプスに可塑的变化が起きた際に、そのシナプスの属するニューロン内の他のシナプス結合の強度に変化が副次的に起きる場合がある。たとえば、あるシナプスの結合強度が増した場合、他のシナプスの結合強度が低下するというシナプス結合強度の総和についての保存則(図 5)の存在を示唆するような現象の報告がある(Royer 2003)。そのような保存則の存在は、受容野の無制限な拡大や縮小を抑止し、シナプス後ニューロン間での受容野の重複を減らす役割があるものと考えられる。

### 4. セル・アセンブリの再帰的構造化

SCA と FCA の間にループの関係が構成された場合、FCA が SCA を部分的に指定することで、セル・アセンブリの構造の深度を再帰的に増やす事が出来る。SCA は糊のような役割を持って複数の FCA を統合しつつ、FCA を介して別の SCA を再帰的に活性化することが出来る(図6)。あるいは受容野という出力から入力側を見る観点からすると、SCA が内部構造を持った複合セル・アセンブリを引き込む能力を持っている、と捉える事も可能である。セル・アセンブリとは、受容野が構成しうる潜在的な多様性についての、実現した発火から見た表現であり、状態概念とは、そのタイムスライスに相当する。

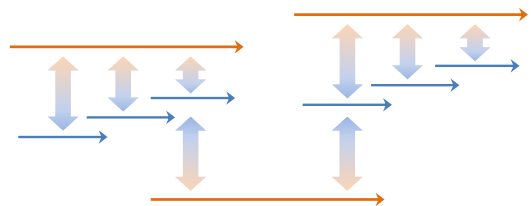


図 6 遅いセル・アセンブリと速いセル・アセンブリの再帰的結合

### 5. まとめ

長い時間スケールを持ったニューロンの存在は、以上のように多様な構造を持ったセル・アセンブリを構成することに寄与するものと考えられる。長い時間スケールの中で、可塑的变化が連続的に内包されて行く場合、タイムスライスで捉えた状態概念の適用は困難である。本稿ではその困難を迂回してより自然な理解に近づくため、受容野概念を一般化して、受容野の変化と可塑的变化の関係を考察することを提案した。

#### 参考文献

[Bergson 1899] Bergson, H: Matter and Memory, 1899  
 [櫻井 2010] 櫻井芳雄: 脳の情報表現を担うセル・アセンブリ: 局所的セル・アセンブリの検出, 生物物理, 2010  
 [Royer 2003] Royer and Pare: Conservation of total synaptic weight through balanced synaptic depression and potentiation, Nature, 2003