

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 18 日現在

機関番号：31302

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25330345

研究課題名(和文) スニффイングリズム制御による匂い情報表現の多形化

研究課題名(英文) Polymorphic Odor Information Representation Controlled by Sniffing-Coupled Rhythmic Input

研究代表者

牧野 悌也 (MAKINO, Yoshinari)

東北学院大学・教養学部情報科学科・准教授

研究者番号：90250844

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：哺乳類が匂いをくんと嗅ぐ行動であるスニッフイングは随意運動で、そのリズムは行動コンテキストに応じて制御されている。嗅覚一次中枢である嗅球の出神経細胞がスニッフイングリズムに同期した活動を示すことは古くから知られてきた。これまで、計算論的研究においてリズム入力を匂い情報表現に利用したモデルは存在するが、リズムの意識的制御の匂い情報表現における機能的・認知的意味は議論されていない。本研究では、スニッフイングリズム制御を、匂い情報を異なる分解能でとらえるためのアクティブな活動と捉え、システム自身が生成する時間的リズムを積極的に利用し匂いの情報表現を多形化するモデルを提案・構築した。

研究成果の概要(英文)：Sniffing is an active sensing behavior strongly controlled depending on behavioral and stimulus context. Sniffing-coupled sub-threshold electrical activity is found in neurons of rodent olfactory bulb, and suggested to affect odor information representation. Here, we hypothesized that controlling the sniffing would be helpful in getting the odor information with different resolution, and examined it by network model simulation. Simulation results indicated following two points: in the level of single neuron, the sub-threshold rhythmic activity makes input-latency relationship to be linear in wide range of input strength, and by changing temporal features of the sub-threshold activity, the input-latency relationship vary in a regular way; on the level of neural network, controlling the sniffing-coupled input would play a key role in concentration invariance and speed-accuracy tradeoff in the odor information processing.

研究分野：生物情報学

キーワード：嗅覚システム 情報表現 リズム 神経ネットワーク 匂い 時空間パターン

1. 研究開始当初の背景

スニッフィング sniffing は哺乳類が匂いをくんと嗅ぐ行動である。スニッフィングに同期して哺乳類嗅覚系主要部の嗅球／梨状皮質 (図1) が活動することは古くから知られていた。近年の生理学的研究では、嗅球／梨状皮質の神経細胞が実際にスニッフィングに同期した閾値下での入力を受けており、これに匂い入力加わることによって神経細胞が発火することを明らかにした (図2)。これは神経ネットワークにおける匂いの情報表現に、スニッフィングが重要な意味を持つことを意味している。

これまで、スニッフィングリズムの匂い情報表現における計算論的役割は議論されてきた[1][2]。これらの研究では、スニッフィングリズムを一定とし、それに同期したリズム的な入力がネットワークにおける情報表現に有用であることが指摘されてきた。

しかしながら、スニッフィングは随意運動であり、我々を含む哺乳類は行動のコンテキストに応じてリズムを制御し使い分けている、と考えられる。このことは、匂い情報表現に関して以下の問題を提起する。

- ・スニッフィングリズム制御の匂いの情報表現における計算論的機能は何か？
- ・その計算論的機能は、生物学的に妥当な神経ネットワークで実装可能か？

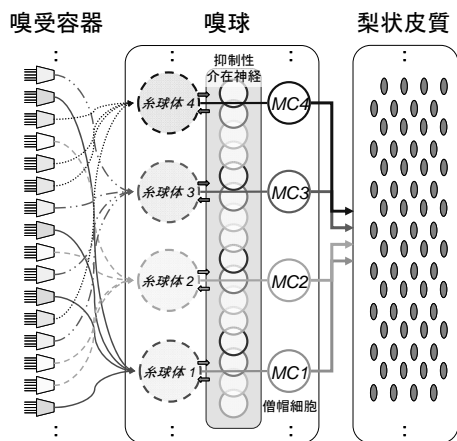


図1 嗅覚システム

2. 研究の目的

本研究の目的は、随意運動であるスニッフィングの嗅覚認知における計算論的機能を提案すること、また、この機能の神経ネットワークによる実装可能性をモデルシミュレーションにより検証すること、である。

嗅覚一次中枢である嗅球活動は基本的に以下のメカニズムで決定されることが生理学的に確認されている (図1 参照)。

嗅球への匂い入力：嗅受容器で受容された匂いの情報は嗅球糸球体を活性化し、その結果、匂い情報は糸球体活動の空間強度パターンとして表現される。各糸球体活動は匂いの様々な特徴をそれぞれ表す。

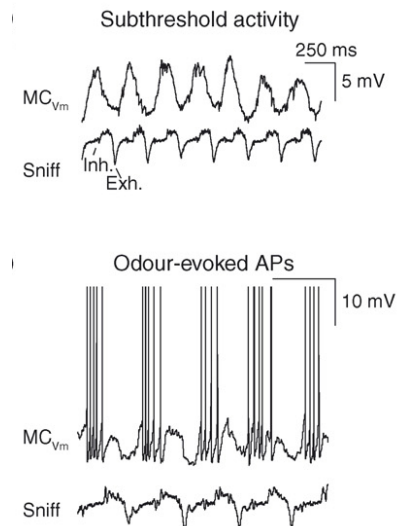


図2 スニッフィングに同期したにお誘発活動電位 ([2] より)

嗅球僧房細胞 (Mitral Cell, MC) の活動：糸球体からの匂い入力とスニッフィングに同期したバイアス入力の二つで決定される。僧帽細胞はおおむね一個の糸球体から匂い入力を受ける。糸球体の活動は匂い依存のため、糸球体からの入力も匂い依存、一方スニッフィングに同期した入力には全ての僧帽細胞に入る (図2 参照)。

これらを前提とし、本研究ではスニッフィングに関し2つの仮定を設定する。

- ◆ 仮定1：嗅球における匂い情報表現は一回のスニッフィング (吸気) で完了し、呼気 (吸気の休止期間) は情報表現をリセットする役割を持つ。
- ◆ 仮定2：スニッフィングリズム制御により、僧帽細胞へのバイアス入力を制御できる。

上記の前提と仮定に基づき、本研究で提案するスニッフィング制御の計算論的機能のアイデアを図3に示す。浅く早いスニッフィングの場合、急激なバイアス入力と情報表現のリセットにより、入力強度が強い糸球体の入力をもらう僧帽細胞のみが活動することで、強い匂い特徴を優先し表現することになる (図3左)。一方、深くゆっくりしたスニッフィングの場合、バイアス入力がゆっくりと長く与えられることで、呼気位相が進むに従い、糸球入力強い僧帽細胞のみではなく、活動強度が弱い糸球から入力をもらう僧帽細胞も活動するようになる。結果として、深くゆっくりしたスニッフィングによるバイアス入力の蓄積効果で、活性化した糸球体から入力をもらうすべての僧帽細胞がその入力強度順にスパイク発生することになる。すなわち、嗅球において匂いは“糸球体活動強度で決定される僧帽細胞の活動順序 (嗅球

僧帽細胞のの時空間的活動パターン”に変換されることになる。匂いの濃度変化は、各糸球体の活動強度を変えるが、糸球体の活動強度順には影響しない。よって、僧帽細胞の活動順序も変化せず、嗅球の時空間的活動パターンは匂い情報表現として濃度不変性を獲得することになる。

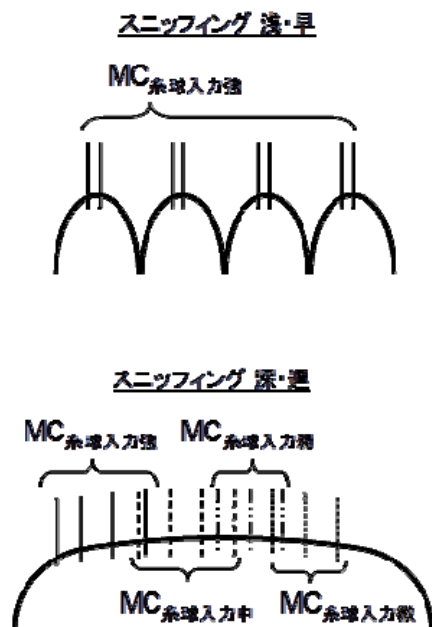


図 3 スニフイングリズム制御による情報表現の多形化

3. 研究の方法

嗅球を構成する神経及び神経間相互作用に関する生理学的知見に基づく嗅球モデルを構築し、コンピュータシミュレーションによりスニフイングリズムに対応するバイアス入力に依存して情報表現が変化することを検証する。

嗅球の生理学的知見は以下のようにまとめられる (図 1 参照)。

- ・嗅受容器からの匂い入力、嗅球に数百～2千ある糸球体の空間的活動パターンとしてあらわされる [3]。嗅球の出力細胞である僧帽細胞 (MC) はおおむね一つの糸球体から入力を受ける。
- ・嗅球の抑制性介在神経は 2 種類存在し、それぞれ糸球体内抑制と糸球体間抑制を担当する [4] [5]。
- ・MC 出力のスパイク潜時は匂い濃度により変化するが、インタースパイクインターバル (ISI) はほぼ一定である [2]。

これらの生理学的性質に基づき、我々が以前構築した時空間パターンにより匂い情報を表現するモデル [6] [7] をベースとしながら、嗅球モデルを次のように構築した: ① 糸球体数はとりあえず 4 とする。現実の嗅球糸

球体数より少ないが、計算論的情報表現の原理に関する検討においては、これで十分である; ② MC 間に側抑制ネットワーク [5] を導入し匂い特徴のコントラストを強調すること。結果的として、嗅球で生成される MC 活動時空間パターンのコントラストをあげることが期待される; ③ 大域的な抑制回路を仮定しスパイクタイミングをそろえる。これは高次中枢への情報の伝達効率を上げることにつながる。

これらの仕様を満たす嗅球モデルを、神経活動の時間的ダイナミクスをコントロールできる Izhikevich 神経モデル [8] を要素として構築し、匂い入力により駆動される嗅球モデルを構築後、モデルの全 MC に対しスニフイングに同期したバイアス入力を様々なリズムで与え、匂い情報表現が多形性を発現することを確認した。

4. 研究成果

(1) スニフイング入力を模擬したリズム入力への 1 神経モデルへの効果を確認した [9]。スニフイングリズムに同期した閾値下の周期的バイアス入力を導入したシミュレーション例を図 4A に示す。バイアス入力は単純化のためノコギリ波とした (図 4A では周期 100ms, 振幅 10mV, オフセット -10mV)。周期的バイアス入力のみに対して、神経モデルは閾値下で振動する (図 4A 破線)。図 4A 実線は、匂い刺激に相当するステップ入力 ($I = 8 \text{ mV}$) をバイアス入力第 2 周期のオンセットに同期させて入れた結果である。周期的入力に同期した匂い応答が模擬できていることが分かる。

バイアス入力の周期、振幅、オフセットを変化させシミュレートし、1st スパイクの応答潜時を計算した結果を図 4B および図 4C に示す (図中の “wo” はバイアス入力の無い場合)。図 4B はバイアス入力振幅 10, オフセット -10 に固定し、周期を各データ線の値に設定した場合の結果である。すべての条件において、設定した周期の値から 10ms 程度までほぼ線形に減少していることが分かる。また、潜時が線形に減少するステップ入力の値域幅は、周期の設定に関わらず、ほぼバイアス入力振幅 (この場合 10 mV) 程度になっていることもわかる。図 4C は、バイアス入力周期を 100ms で固定し、振幅を各データ線に表示した値に、オフセットは各値を負に設定した場合の結果を示す。図 4B で確認された潜時変化の特徴は図 4C でも確認される。すなわち、すべての振幅条件において、ステップ入力の増加に対し、潜時はバイアス入力周期に対応する 100ms から 10ms 程度までほぼ線形に減少する。また、線形に減少するステップ入力の値域幅は、設定したバイアス入力振幅に応じて変化していることも分かる。以上より、神経細胞の発火潜時は、周期的バイアス入力の周期、振幅・オフセットを変更することで制御可能であることが分かる。

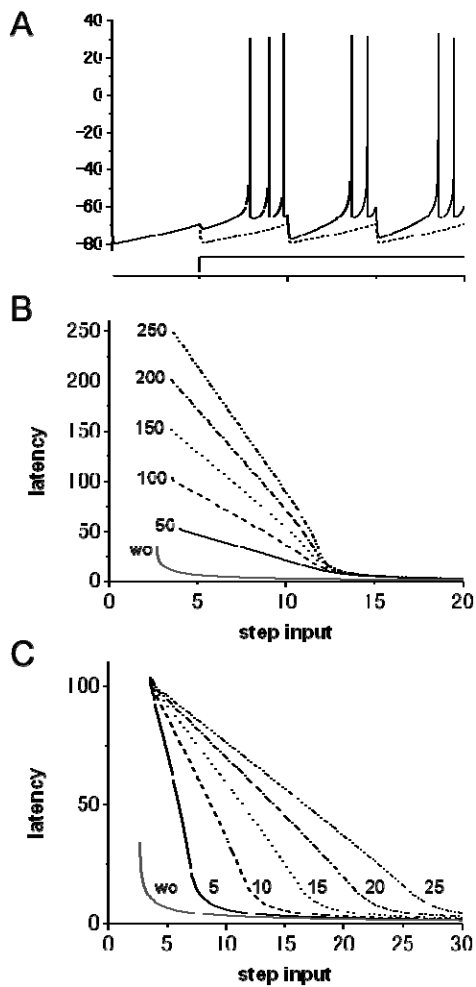


図 4 リズミック入力の導入. A) 神経モデルの応答: 破線, バイアス入力のみ; 実線, バイアス入力+ステップ入力. 横軸, 100msec/目盛. B, C) リズミック入力時のステップ入力強度-1st スパイク応答潜時曲線: B) バイアス入力振幅 10 mV, オフセット-10 mV に固定; C) バイアス入力周期を 100ms で固定.

(2) 抑制性細胞を導入した嗅球ネットワークモデルを構築し, スニッフィング入力による情報表現の多形性を確認するとともに, その情報コーディングおよび認知処理における有効性を確認した[10].

構築した嗅覚一次中枢ネットワークモデルの構造を図 5 に示す. 出力細胞モデルである MT と 2 種類の抑制性介在細胞である LN_{α} , LN_{β} により機能的モジュールを構成し, モジュール間を各モジュールの LN_{β} が結合することで, ネットワークを構築した. なお, 出力神経である MT 細胞モデルは Izhikevich モデルにより, 抑制性介在神経である LN モデルは単純化のため一次遅れ素子によりモデル化した.

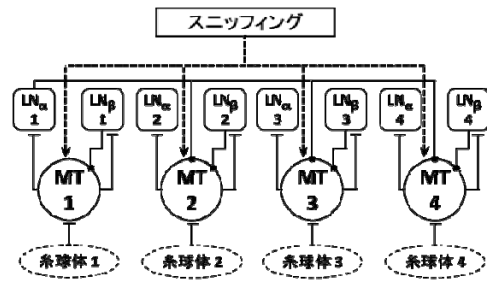


図 5 嗅覚ネットワークモデル.

図 6 に 4 糸球体 MT - LN_{α} - LN_{β} ネットワークモデルのシミュレーション結果を示す. ここでスニッフィング入力は周期 500 msec, 振幅 20 mV (peak-to-peak), 匂い入力は $g = \{14, 13, 12, 11\}$ とした. 図 7 には, 同じ匂い入力 $g = \{14, 13, 12, 11\}$, スニッフィング入力無しで, MT のみ (図 7A), MT - LN_{α} ネットワーク (図 7B), MT - LN_{β} ネットワーク (図 7C), MT - LN_{α} - LN_{β} ネットワーク (図 7D) での出力を示す. 独立した MT は匂い入力強度に応じて発火する (図 7A). LN_{α} を導入すると, 最初のスパイクは MT1, MT2, MT3 でみられるが, その後は最も発火頻度の高い MT1 が他の MT の活動を抑制し, MT1 のみが発火する (図 7B). MT に LN_{β} を導入すると, MT の発火頻度に依存した抑制性入力自身が時間遅れを持って返ってくることで発火頻度は低下する (図 7C). LN_{α} , LN_{β} 両者を導入した MT - LN_{α} - LN_{β} ネットワークでは, 匂い入力オンセット直後は MT - LN_{α} ネットワークと同様に MT1 のみが活動する状態となるが, その後 LN_{β} が活性化することで, MT1 の活動は抑制され, 次に入力強度が高い MT2 が活動し, その後同様に, MT3, MT4 が活動することとなる (図 7D). スニッフィング入力の有 (図 6A), 無し (図 7D) の結果を比較することで, スニッフィング入力は匂い入力の急激な立ち上がりを緩和するように働き, このため図 7D における匂いオンセット時の MT2, MT3, MT4 の最初の発火を抑え, MT1 から MT3 への活動の遷移をより明瞭にする効果があることがわかる.

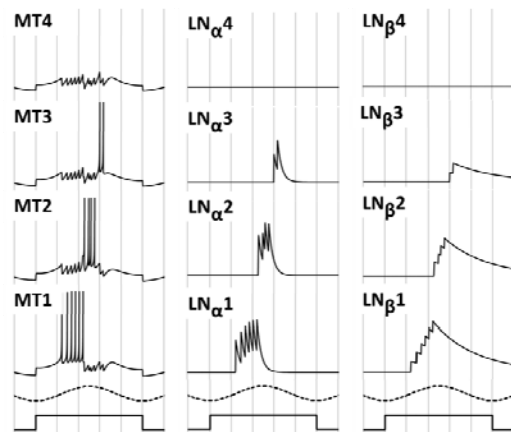


図 6 4 糸球体 MT - LN_{α} - LN_{β} ネットワークモデル出力

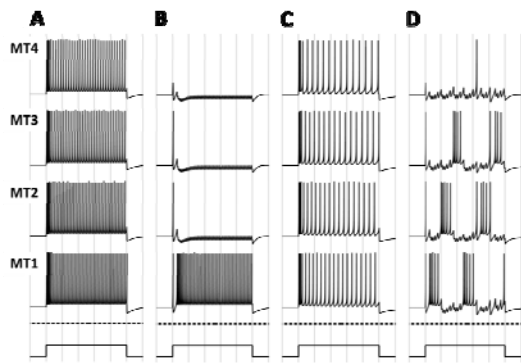


図7 異なるネットワーク構造における MT モデルの応答

スニッピング振幅を 20 mV に固定し、スニッピング周期のみを 100, 200, 300, 400 msec に変調した結果を図8に、スニッピング周期を 500 msec に固定し、スニッピング振幅のみを 5, 10, 15 mV に変調した結果を図9に示す。これらの結果は、周期変調がにおいを表現するために動員される細胞数を、振幅変調が発火順序を制御するパラメータとなることを意味する。

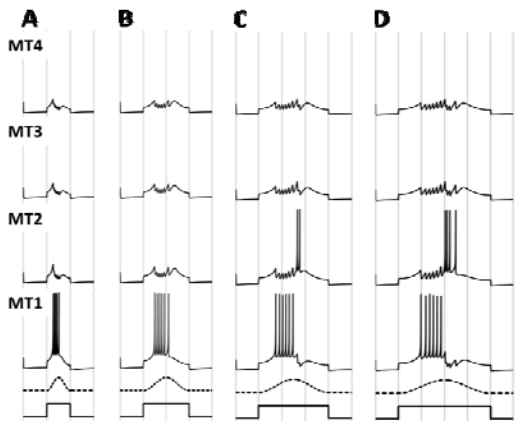


図8 スニッピング周期変調

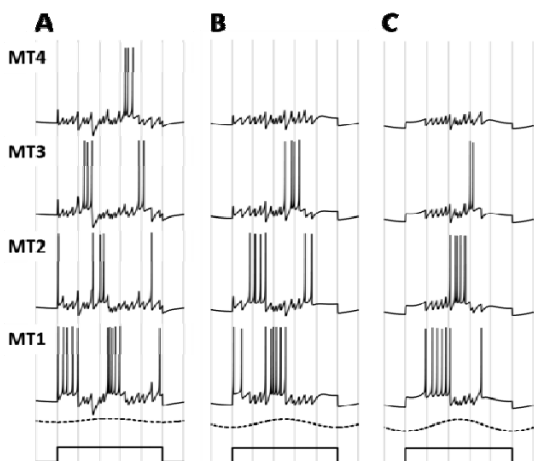


図9 スニッピング振幅変調

図10に匂い濃度を変化させた場合のシミュレーション結果を示す。これは、本モデルでの入力強度でおおよそ20程度まで、匂い情報表現の濃度不変性が維持されることを示唆する。

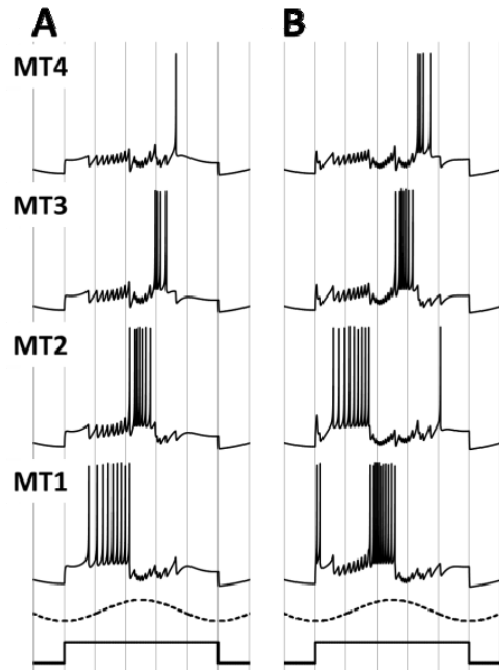


図10 匂い濃度変化. 匂い入力 : A) $g' = \{19, 18, 17, 16\}$. B) $g'' = \{24, 23, 22, 21\}$.

〈引用文献〉

[1] Hopfield (1995) Nature 376, 33-36
 [2] Schaefer, Margrie. (2007) Trends in Neuroscience 30, 92-100
 [3] Uchida et al. (2000) Nature Neurosci 3, 1035-1043.
 [4] McGann et al. (2005) Neuron 48, 1039-1052.
 [5] Vucinic et al. (2006) J Neurophysiol 95, 1881-1887.
 [6] Makino, Yano (2010) Advances Artificial Intelligence 2010, ID 478107.
 [7] 牧野悌也 (2010) 第29回日本シミュレーション学会大会発表論文集 71-74.
 [8] Izhikevich (2007) Dynamical Systems in Neuroscience, MIT Press.
 [9] 牧野悌也 (2014) 日本バーチャルリアリティ学会論文誌 19巻 25-28
 [10] 佐藤翔太, 牧野悌也 (2016) 日本バーチャルリアリティ学会研究報告 Vol. 21, No. SBR-1, 1-6

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 2 件)

① 牧野 悌也 スニッフィングリズム制御と
におい情報表現, 日本バーチャルリアリティ
学会論文誌, 査読あり, Vol. 19, 2014,
pp. 25-28

② 佐藤 翔太, 牧野 悌也, 嗅覚根とワーク
モデルの構築とスニッフィングのにおい情
報表現への影響 (2016) 日本バーチャルリ
アリティ学会研究報告, 査読無, Vol. 21,
No. SBR-1, 1-6

〔学会発表〕(計 3 件)

① 牧野 悌也, 川上 進, 伊藤 岳大, 橋本 惇,
矢野 雅文, 曲率を用いて形態表現する神経
回路網のモデル化, 平成 25 年度東北大学電
気通信研究所共同プロジェクト研究発表会,
2014 年 2 月 27 日, 東北大学片平さくらホー
ル

② 牧野 悌也, 曲率を用いて形態を表現する
ための神経回路網のモデル化, 2014, 平成 25
年度第 6 回ブレインウェア研究会, 2014
年 3 月 7 日, 東北大学電気通信研究所

③ 佐藤 翔太, 牧野 悌也, 嗅覚根とワーク
モデルの構築とスニッフィングのにおい情
報表現への影響, 第 17 回香り・味と生体情
報研究会, 2016 年 3 月 14 日, 京都

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

牧野 悌也 (MAKINO, Yoshinari)
東北学院大学・教養学部情報科学科・准教
授
研究者番号: 9 0 2 5 0 8 4 4

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし