

昆虫感覚細胞のパルス符号化における 内部雑音の効果に関する研究

学位論文内容の要旨

生物の神経系のように柔軟な情報処理機能を設計する原理を手に入れるため、昆虫の神経細胞における符号化の有様を実測、解析した。神経系の動作を生きたままで実測し、解析する実験材料として、昆虫は非常に魅力的である。昆虫も他の生物と同様に、感覚器を通して外界の情報を中枢に集め、分析し、その結果に従って運動系を制御し、外界に働きかける。このような動作は本能行動と呼ばれるが、単なる反射の集まりではなく、ある行動の結果はまた感覚器を通して中枢に集められ、原因との関係が学習や記憶として蓄積され、生物個体として外界への適応が起こる。昆虫の神経系は、脊椎動物と比べて構成する素子(神経細胞)の数が非常に少なく、種ごとに同じ場所に同じ形態をした同定可能な素子があり、情報処理過程を順を追って解析できる。本研究では、まず神経系におけるパルス符号化の有様を情報論的に明らかにする目的で、コオロギ気流感覚細胞の神経活動の実測と解析を行なった。

コオロギ気流感覚細胞に同一の気流刺激を繰り返し与えて、神経パルスを観察すると、同じ刺激波形にもかかわらず細胞の応答パルス列は毎回少しずつ異なる。これは、感覚細胞が外部の情報を神経パルス列に変換する過程で、何らかの雑音が混じり込んでいることを意味している。一般に、線形な通信路における雑音は、信号の相対的な大きさを減少させ、その検出や伝送に障害を与えるものである。しかし、閾値素子などを含む非線形な通信路では、雑音が信号の検出を助けることがある。そのままでは検出不可能な閾値下の微弱な周期信号と同程度の大きさの雑音を入力に重畳させると、出力に信号成分が現われる。これは、信号の時間的構造が、時間的に無関連な雑音のパワーを借りて、確率的なサンプリングを受けたことを表わしており、この現象は *stochastic resonance (SR)* と呼ばれている。

本論文では、コオロギの気流感覚系でも SR が起こること、また細胞は内部に雑音を持っており、それを利用した SR により微弱な信号の検出感度を上げていること、そして気流感覚細胞の内部雑音は熱雑音であることを示した。また、この内部雑音のためにコオロギ気流感覚細胞が運べる情報伝送速度は低くおさえられているが、気流感覚系としては並列伝送路を構成しており、各細胞の内部雑音が互いに独立であることを利用して、1個当りの情報伝送速度の低さを伝送路の本数で補うシステム設計になっていることを述

べた。

第 1 章は序論である。本研究の目的と背景を述べ、材料として用いたコオロギ気流感覚系の概要を紹介した。

第 2 章は、コオロギ気流感覚細胞が、細胞内部の熱雑音を利用し、外部の信号の検出感度を上げていることを示した。初めに、気流感覚細胞で SR が起こることを示し、閾値下の周期信号を最もよく検出できるのは、閾値程度の雑音を与えたときであることを示した。次に、神経パルス発生までに混入する雑音が、実験系から混入した（例えば、実験室の振動など）ものか、感覚細胞内部から発生する雑音かを調べた。そのために、共通の正弦波刺激を与えた 2 つの気流感覚細胞から同時に応答パルス列を測定し、パルス発火時刻の揺らぎには 2 つの細胞間で相関がないことを示した。この測定を多くの感覚細胞の組で行い、各感覚細胞は内部に独立な雑音源をもつことを示した。さらに、内部雑音のみの場合と閾値程度の外部雑音を気流刺激として加えた場合で発火時刻揺らぎを比べ、内部雑音が SR を通して閾値付近の微弱刺激の検出感度を向上させていることを示した。最後に、コオロギ気流感覚細胞の閾値と、気流感覚毛の機械特性を用いて、感覚細胞が神経パルス 1 個を発生する際に、感覚細胞に吸収されるエネルギーを推定し、それが熱雑音 (300K の $kT \approx 4 \times 10^{-21}\text{J}$) 程度であることを示した。

第 3 章では、気流感覚細胞のシャノンの情報伝送速度を入出力間のコヒーレンスから計測し、それがたかだか $250[\text{bits/s}]$ 程度しかないこと、コヒーレンスまたは SN 比は 0.1 程度しかないことから神経細胞の内部雑音が大きいことを示した。まず、ガウス白色雑音の刺激波形に対し神経パルス列で応答する神経細胞での情報伝送速度を推定する場合の推定誤差の性質を解析した。そのために、神経パルス列が運ぶ情報伝送速度をパルスの平均発火頻度で割ったパルス当りの情報量の概念を導入した。その結果、パルス当りの情報量、つまり神経パルス列が運ぶ情報量の平均値についても、平均値の推定誤差は推定に用いた標本数（パルス数）に反比例するという、統計学で良く知られた原則に一致することが明らかになった。この結果より、情報伝送速度の大小を異なる細胞間で比較する場合に、従来法では大きな誤差を含む危険性があることを指摘するとともに、少ない標本数からでも、パルス当りの情報量の収束値を漸近推定する方法を示した。この方法を用いて、閾値付近の刺激に対する応答パルス列が運ぶ情報量を測定した。

第 4 章は、本論文のまとめで、前章までの結果をまとめた。コオロギ気流感覚系は、数多くの感覚細胞で、各々独立な内部熱雑音を利用して一種の周波数拡散変調をし、各素子の情報伝送速度の低さを並列本数で補っていることを述べた。そして、神経系は、常に熱雑音にさらされることを前提に設計されており、熱雑音のパワーと無相関性を信号の検出感度を高めるのと同時に並列情報伝送にも利用していることを述べた。この設計は、コオロギの気流感覚系のみではなく、哺乳類の聴覚器など神経系に共通することに言及した。

以上本研究は、コオロギの気流感覚系の動作を情報工学的な見地より解析し、信号検出や情報伝送に熱雑音をも利用する神経系の設計原理の一端を明らかにした。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 下 澤 楯 夫

副 査 教 授 河 原 剛 一

副 査 教 授 山 本 克 之

副 査 教 授 宮 永 喜 一

学 位 論 文 題 名

昆虫感覚細胞のパルス符号化における

内部雑音の効果に関する研究

近年、生物の神経系を工学的な視点から見る研究が盛んになっている。しかし、その多くはモデルによる物理的または数学的手法による研究で、実際の生物における神経系の動作を工学的な手法で解明しようとする研究はまだあまり開拓されていない。

本論文は、このような状況にある実際の神経系の動作について、物理的や数学的研究手法を用いて、神経細胞内の雑音を情報論的に扱い、生物の神経系が内部雑音を外部の刺激信号の検出と情報伝送の両方に実際に利用していることを示めたもので、今後の検出器や情報伝送機器の設計に、新しい手法を与えるものである。

閾値を持つ非線形な通信路では、検出不可能な閾値下の微弱な周期信号と同程度の大きさの雑音を入力に重畳させると、出力に周期信号成分が現われ、雑音が信号の検出を助ける Stochastic Resonance (SR) と呼ばれる現象がおこる。本論文では、コオロギの気流感覚系で SR が起こること、また細胞は内部に雑音を持っており、それを利用した SR により微弱な信号の検出感度を上げていること、そして気流感覚細胞の内部雑音は熱雑音であることを示している。また、この内部雑音のためにコオロギ気流感覚細胞 1 個が運べる情報伝送速度は低くおさえられているが、気流感覚系としては並列伝送路を構成しており、各細胞の内部雑音が互いに無相関であることを利用して、細胞当りの情報伝送速度の低さを伝送路の本数で補うシステム設計になっていることを述べている。

第 1 章は序論で、本研究の目的と背景を述べ、材料として用いたコオロギ気流感覚系の概要を紹介している。

第 2 章は、コオロギ気流感覚細胞が、細胞内部の熱雑音を利用し、外部の信号の検出感度を上げていることを示している。初めに、気流感覚細胞で SR が起こることを示し、閾値下の周期信号を最もよく検出できるのは、閾値程度の雑音を与えたときであることを

示している。次に、神経パルス発生までに混入する雑音が、実験系から混入したもの（例えば、実験室の振動など）か、感覚細胞内部から発生する雑音かを区別するために、共通の正弦波刺激を与えた 2 つの気流感覚細胞から同時に応答パルス列を測定し、パルス発火時刻の揺らぎに 2 つの細胞間で相関がないことを示している。この測定を多くの感覚細胞の組で行い、各感覚細胞は内部に独立な雑音源をもつことを示している。さらに、内部雑音のみの場合と閾値程度の外部雑音を気流刺激として加えた場合で発火時刻揺らぎを比べ、内部雑音による SR で閾値付近の微弱刺激の検出感度を向上していることを示している。最後に、コオロギ気流感覚細胞の閾値と、気流感覚毛の機械特性を用いて、感覚細胞が神経パルス 1 個を発生する際に、観測器としての感覚細胞に吸収されるエネルギーを推定し、それが熱雑音 (300K の $kT \approx 4 \times 10^{-21}\text{J}$) 程度であることを示している。

第 3 章では、気流感覚細胞のパルス列が運ぶシャノンの情報量 (伝送速度) を入出力間のコヒーレンスから計測し、それがたかだか $250[\text{bits/s}]$ 程度しかないこと、また SN 比は 0.1 程度しかないことから神経細胞の内部雑音が大きいことを示している。まず、神経パルス列より情報伝送速度を推定する場合の推定誤差の性質を解析している。そのために、神経パルス列が運ぶ情報伝送速度をパルスの平均発火頻度で割ったパルス当りの情報量の概念を導入し、パルス当りの情報量、つまり神経パルスが運ぶ情報量の平均値についても、平均値の推定誤差は推定に用いた標本数 (パルス数) に反比例するという、統計学で良く知られた原則に一致することを明らかにしている。この結果より、少ない標本数からパルス当りの情報量の収束値を漸近推定する方法を提案している。そして、この方法を用いて、閾値付近の刺激に対する感覚神経細胞の応答パルス列が運ぶ情報量を測定している。

第 4 章は、本論文のまとめで、前章までの結果をまとめてある。そして、コオロギ気流感覚系は、数多くの感覚細胞を並列に並べ、各々独立な内部熱雑音を利用して信号を確率的にサンプリングし、各素子の情報伝送速度の低さを並列本数で補っていることを述べている。以上から神経系は、常に熱雑音にさらされることを前提に設計されており、熱雑音のパワーと無相関性を信号の検出感度を高めるのと同時に並列情報伝送にも利用していることを述べてある。この設計は、コオロギの気流感覚系のみではなく、哺乳類の聴覚器など神経系に共通することにも言及している。

これを要するに、著者は、生物の神経系が信号検出や情報伝送に熱雑音を利用しているという新知見を得たものであり、新しい検出器や情報機器の設計原理を与えることにより神経情報工学に貢献するところ大なるものがある。よって著者は、北海道大学博士 (工学) の学位を授与される資格があるものと認める。