ダイナミックなシナプスと神経回路機能

— 減衰シナプス，非対称 **LTP・LTD** の実験とモデルから —

講師： 深井 朋樹（東海大学・工，**CREST**）
レポーター：加納 慎一郎，小林 伸一

平成 11 年 8 月 25 日

1 はじめに

高度で柔軟な脳の情報処理機能を支える重要な柱の一つは学習能力であろう．学習を可能にしているものは，ニューロンの回路網がシナプス結合を活動状況に応じて変化させる能力であると広く考えられている．

Hebb により，シナプス前とシナプス後ニューロン間の結合は活動間の相関に依存して変化するという，いわゆる「使用度依存のシナプス可塑性」という考えが提唱されてからほぼ半世紀を経た．これはシナプス前後の発火率をそれぞれ f_{pre}，f_{post} とすると，結合効率 w が

$$\delta w \propto f_{pre} \cdot f_{post} \tag{1}$$

に従って更新されるというものである．この提案はその後多くの実験事実により支持されることとなり，またこの「Hebb 則」に基づいたさまざまな生物的，工学的神経回路モデルが提出され，それなりに成功を収めてきた．

しかしながら，シナプス結合部位での信号伝達や可塑性の神経機構に関してはまだ不明な点が多く，またシナプス可塑性が実際の行動レベルでの学習に直接的に関係を持つかという点に関してもいろいろと議論がある．最近はシナプスの動作はこれまで考えられていたよりもはるかに動的であり，これまでのシナプスのイメージを変えなければならないのではないかといわれるようになってきた．

本講義ではこれらをふまえ，シナプスに関する最近の話題から減衰シナプス（depressing synapse），非対称 LTP/LTD（asymmetric long–term potentiation/depression）についてを概説する．現在までに報告されてきたこれらの現象の実験的知見とそのモデルを紹介し，その機能的役割について議論する．

2　減衰シナプス

最近大脳皮質の錐体細胞間のシナプスの中に，連続的なスパイク入力に対して伝達効率を指数関数的に減衰させるものがあることが発見された [1, 11]．またこの特性を現象論的にモデル化する試みも行なわれてきている．さらに最近では減衰シナプスの神経回路レベルでの機能的な役割について議論する興味深い報告もされている．

シナプス効率の短期間での減衰に関しては以前にも報告がなかったわけではない．しかし近年の減衰シナプスでの信号伝達に関する一連の研究は，Markram と Tsodyks [11]，Abbott ら [1] から始まったと考えてよいだろう．彼らの論文によって信号伝達の減衰過程に関する基本的な実験事実と，それらの実験結果に基づくシナプスでの信号処理に関する数学的モデルが論じられている [11, 16, 1]．

2.1　減衰シナプスの数理モデル (1)： 3 変数モデル

Tsodyks と Markram はシナプス接合部での神経伝達物質（“Resources”）のとり得る状態を 3 種類に分類し，その回収ダイナミクスから減衰シナプスをモデル化して実験結果と比較した [16]．これは神経伝達物質を有効（effective，利用可能な状態），不活性（inactive，レセプタに捕獲された状態），回収（recovered）の 3 状態に分け，それぞれの割合の関係を以下の式で表したものである．

$$
\begin{aligned}
\frac{dR}{dt} &= \frac{I}{\tau_{rec}} \\
\frac{dE}{dt} &= -\frac{E}{\tau_{inact}} + U_{SE} \cdot R \cdot \delta(t - t_{AP}) \\
I &= 1 - R - E
\end{aligned}
\tag{2}
$$

ただし，E, I, R は 有効，不活性，回収の各状態をとる神経伝達物質の割合を表す．τ_{inact}，τ_{rec} はそれぞれ不活性，回収状態の時定数，t_{AP} はシナプス前活動電位のシナプスへの到達時刻を表す．また U_{SE} は 0 から 1 までの値をとるシナプス効率の利用パラメータであり，この値が 1 に近付くほどシナプスの減衰が顕著となる．このモデルは生理実験の結果をよく説明し，フィッティングの結果 $\tau_{inact} = 2 \sim 3\mathrm{ms}$，$\tau_{rec} = 100 \sim 700\mathrm{ms}$，$U_{SE} = 0.1 \sim 0.95$ の値をとる．

この変数 E に比例したシナプス後電流が誘発される．シナプスの最大利用可能な効率（絶対効率）を A_{SE} とすると，n 番目のシナプス前入力によって誘発される興

奮性シナプス後電流 $EPSC_n$ は

$$EPSC_n = A_{SE}E \tag{3}$$

となるとする．

ここで，周期的な入力がシナプスに印加された場合を考える．シナプス前入力の周期を Δt（$\gg \tau_{inact}$）とすると，τ_{inact} が無視できて

$$EPSC_{n+1} = EPSC_n(1 - U_{SE})e^{-\Delta t/\tau_{rec}} + A_{SE} \cdot U_{SE}(1 - e^{-\Delta t/\tau_{rec}}) \tag{4}$$

となることから，この定常値 $EPSC_{st}$ は

$$EPSC_{st} = \frac{A_{SE} \cdot U_{SE}(1 - e^{-1/r\tau_{rec}})}{1 - (1 - U_{SE})e^{-1/f\tau_{rec}}} \tag{5}$$

となる（$f = 1/\Delta t$ はシナプス前入力周波数）．$f\tau_{rec} \gg 1$ のとき，

$$EPSC_{st} \approx \frac{A_{SE}}{f\tau_{rec}} \tag{6}$$

となることから，f が限界周波数 $f_{lim} \simeq 1/U_{SE}\tau_{rec}$ より大きい場合には $EPSC_{st}$ が入力周波数 f に反比例することがわかる．これは減衰シナプスが定常な発火率情報を伝達しないことを意味する重要な結果であると思われる．一方 $f < f_{lim}$ のときは周波数が意味を持ち，発火率に基づく情報処理が可能である．

この限界周波数 f_{lim} は U_{SE} が大きいほど小さくなる．生理学的には U_{SE} は一発の活動電位が神経伝達物質の放出を起こす確率によって決定される値であるため，カルシウム濃度 $[\mathrm{Ca}^{2+}]$ を変化させることによって f_{lim} を制御できる．これらから，もしかしたらニューロンは発火率コーディングとテンポラル・コーディングを状況に応じて切替えて使っているのかも知れないという仮説も成り立つのではないだろうか．

他に論文中では，U_{SE} が大きい場合，多数のシナプス前入力の周波数の同期的変化が生じた場合にのみ後シナプスに活動電位が生じるようになること，シナプス前後の活動電位の組み合わせによってこの同期的変化に対して応答が敏感になることが示されている．

[Tsodyks and Markram 1997: Figure 1, Figure 2, Figure 3]

2.2　減衰シナプスの数理モデル (2)： 2 変数モデル

一方，Abbott らはこの減衰シナプスの特性をシナプスコンダクタンス g と係数 α の 2 変数でモデル化した [1]．g はシナプス入力があると α 倍され，ないと 0 に時定数 2ms 程度で減衰する．また α もシナプス入力があった場合に f 倍され，それ以外では $\tau d\alpha/dt = 1 - \alpha$ に従う．ここで f は定数（0.65 ~ 0.86）である．

減衰シナプスに周波数 rHz の入力を加える場合を考える．シナプスに減衰が生じる前の EPSC を A とすると，これは 1 発のシナプス前入力により fA に減衰するが，この値は次の入力までの間に $1 + (fA - 1)\exp(-1/r\tau)$ まで回復する．この収束値（入力周波数 rHz における EPSC の定常値）を $A(r)$ とすると，$A(r) = 1+(fA(r)-1)\exp(-1/r\tau)$ より $A(r) = (1 - \exp(-1/r\tau))/(1 - f\exp(-1/r\tau))$ となる．ここで入力周波数 r が大きく，かつ $f < 1$ であると仮定すると，$\exp(-1/r\tau) \simeq 1 - 1/r\tau$ より $A(r) \simeq 1/(1 - f)r\tau$ となる．求心性入力が rHz の時のシナプスコンダクタンスは $rA(r)$ に比例するが，前述の結果から $A(r) \propto 1/r$ なので，結局減衰シナプスにより入力周波数への依存性が失なわれることになる．

この状況で入力周波数 r が Δr だけ変化したとき，変化後の周波数の情報だけがシナプスを介して伝えられるので，シナプスコンダクタンスは $\Delta rA(r)$ に比例する．このときも $A(r) \propto 1/r$ が成り立っているので，結局シナプスコンダクタンスは $\Delta r/r$ に比例することになる．これは心理物理学的な一般法則として知られる Weber–Fechner の法則（刺激量 I の増分 ΔI の弁別限が $\Delta I/I$ に比例する）と同一の関係である．

[Abbott et al. 1997, Figure 1]

2.2.1　増強シナプス

なお，減衰シナプスと逆の特性を持つシナプスの存在を示す報告もある．これは減衰シナプスに対して増強シナプス（facilitating synapse）と呼ばれている．

Markram らは，先に紹介した彼らのモデル [16] を拡張し，増強シナプスを以下のようにモデル化した [13]．

$$
\begin{aligned}
\frac{du}{dt} &= \frac{U-u}{\tau_{facil}} + U(1-u)\delta(t-t_{AP}) \\
\tilde{u}_n &= u_n + (1-u_n)U \ < 1 \quad \text{if} \ \ U < 1 \\
U_{n+1} &= u_n e^{-\Delta t/\tau_{facil}} + U(1-e^{-\Delta t/\tau_{facil}})
\end{aligned} \tag{7}
$$

先と同様に，周期 Δt の定常入力を印加した場合を考える．n 番目の入力に対するシナプスの利用可能な効率とその利用パラメータ，および EPSP をそれぞれ R_n，u_n，$EPSP_n$ とすると，

$$\begin{aligned} R_{n+1} &= R_n(1-u_{n+1})e^{-\Delta t/\tau_{rec}} + 1 - e^{-\Delta t/\tau_{rec}} \\ u_{n+1} &= u_n e^{-\Delta t/\tau_{facil}} + U(1 - u_n e^{-\Delta t/\tau_{facil}}) \\ EPSP_n &= AR_n u_n \end{aligned} \tag{8}$$

で表される．以前のモデルと異なるのは，定数として扱われていたシナプス利用パラメータ U_{SE} を変数 u として扱ったところにある．このモデルで減衰シナプスを説明する際は，$\tau_{facil} \simeq 0$，$u_n = U$ とすればよい．

減衰シナプス，増強シナプスを合わせて，このような特性を持つシナプスは動的シナプス（dynamic synapse）と総称される [17]．

[Markram et al. 1998, Figure 4A]

2.3 減衰シナプスの機能的役割

近年，視覚系や聴覚系での求心性入力の情報処理における減衰シナプスの機能的役割を論じる興味深い報告がなされてきた．

Senn らは減衰シナプスの特性を用いることで，スパイクの同時性に基づいて符号化された情報を復号化できる可能性を数値シミュレーションにより示した [15]．サルの聴覚一次野においてスパイク活動のタイミングと相関が重要な情報を持っていることを示唆する実験的知見 [5] を引用し，これらの情報を復号化するメカニズムについて議論を行なっている．Senn らは生理実験の結果と同様の統計的性質のあるスパイク列を人工的に生成し，それを神経細胞モデルに入力した際の出力をみたところ，減衰シナプスの特性を持つ場合にのみ同期のタイミングを検出できることが示された．これは定常的な入力によりシナプス効率が減衰する結果，多くのスパイクが同期して入力された場合でなければ発火が生じないという性質によるものである．このような符号化がなされた信号を検出するメカニズムとしては減衰シナプスは唯一のものとはいえないが，減衰シナプスの特性を用いれば安定した復号化システムを構築できると思われる．最近スパイク列のタイミングや相関が脳の情報処理において重要な役割を果たしていることが注目されているが，この結果はその意味でも非常に興味深いと思われる．

またChanceらは視覚一次野（V1）単純型細胞の応答に見られる時間的非線形性を減衰シナプスの特性を用いて説明した．この研究ではシナプスモデルに時定数の異なる2種類の減衰シナプスを用いており，皮質ニューロンの過渡的入力に対する応答振幅の上昇，カットオフ周波数の上昇の両者を説明できる．このモデルを用いて外側膝状体（LGN）—V1の簡単なモデルを構成し，V1単純型細胞の応答をシミュレートした．LGNに振動する濃淡パターンを入力した場合，V1ニューロン膜電位の位相シフトが生じた（位相シフト特性）．これはシナプス減衰が入力振幅の増加する位相で作動するためにピーク時間が早まるためである．また異なる位相シフト特性を組み合わせることで，受容野中の刺激の移動方向の検出（方向選択性）も可能であることが示された．

[Senn et al. 1996，Figure]

[Chance et al. 1998，Figure 1, Figure 2, Figure 3]

3　非対称LTP/LTD

シナプス前高頻度刺激（tetanus）とシナプス後電位の脱分極がシナプス変化をもたらすことは以前から知られている．しかし，シナプスの効率変化はNMDA型グルタミン酸受容体やAMPA型グルタミン酸受容体によって制御可能であることが発見された．

BiとPooはシナプス前細胞とシナプス後細胞のスパイクのタイミングに依存してEPSCが強化されたり減衰したりすることを報告した[3]．シナプス前がシナプス後に比べて約30ms先行する場合にはEPSCの振幅が大きくなり，反対にシナプス前がシナプス後に比べて約30ms遅れる場合には逆にEPSCの振幅が小さくなる．（細胞体からシナプスへの逆伝搬の時間はおよそ3msなので，逆伝播の結果によってもたらされる変化とは考えにくい．）つまり，非常に短い時間窓内のタイミングによってシナプス効率の強化と減衰が切り替わるのである．

このようなメカニズムをもつシナプスは，シナプス前とシナプス後のスパイクのタイミングの違いで結果として非対称に形成されるはずである．非常に興味深いことに，非対称シナプスは脳内の過程において，従来考えられている対称シナプスとは異なる性質や機能的役割が示唆されている．以下にその一例を挙げる．

- Gerstner らは聴覚処理を行う皮質細胞への入力に 200 ~ 240μs の遅延をもたせ，細胞のスパイクと入力とのタイミングに依存してシナプスを強化または減衰させるメカニズムを用いて学習を行い，最適な遅延をもつシナプスが選択されることをシミュレートした [8]．このシナプスの結合効率は，信号伝達に繰り返し参加したシナプス群内で正規化が行われる（self–renormalization）．彼らは非常に速い処理が行われる聴覚処理に注目し，最適な遅延特性をもつ経路のシナプス可塑性による選択によって精度の高い計算が可能であること示している．

- Gerstner と Abbott は海馬の場所細胞の自己組織化のモデル化を行い，「次に訪れるべき場所の予想」を空間的に非対称なネットワーク上に表現した [9]．この表現から生まれる活動の時間的な流れを目的地への予想として用い，目標地点へのナビゲーション機能を実現している．

[Gerstner et al. 1996 Figure 2]

以上のように，非対称性シナプスは活動の時間的な変化を積極的に用いて因果関係を記述できる．さらに適当な遅延シナプスの選択の結果，その回路は時間的解像度の高いタイミング処理を実現している可能性がある．

4 神経回路の同期発火現象における減衰シナプスと非対称 LTP/LPD の役割

Fukai と Kanemura は減衰する性質をシナプスに付加することで皮質の錐体細胞群をモデル化し，ネットワークの同期的な発火現象に及ぼす効果について調べた．[6]

4.1 モデル構成

興奮性・抑制性の 2 種類の積分—発火型のニューロン素子を用いて（Fukai and Kanemura xx Figure 1）のようにリカレントネットワークを構成する．興奮性ニューロン間どうしはそれぞれ相互結合，抑制性ニューロンはすべての興奮性ニューロンから入力を受け取り再び興奮性ニューロンへフィードバックされる．ダイナミクスは以下のように定式化される．

$$\tau_m \frac{dV_i}{dt} = -(V_i - V_{rest}) - \frac{1}{NR_c}\sum_{j\neq i} c_{ij} g_{ij}^{ee}(V_i - V_{syn})$$

$$
\begin{aligned}
& -g^{ei}(V_i - V_{cl}) + E_i & (9)\\
\tau_e \frac{dE_i}{dt} &= -E_i + E_0 \delta(t - t_i^{inp}) \qquad i = 1, ..., N & (10)\\
\tau_m' \frac{dV}{dt} &= -(V - V_{rest}) - g^{ie}(V - V_{syn}) & (11)
\end{aligned}
$$

[Fukai and Kanemura xx Figure 1]

V_i，V はそれぞれ興奮性，抑制性ニューロンの膜電位であり，E_i は外部からの入力によって生成された EPSP である．g^{ie}，g^{ei} はそれぞれ，皮質の錐体細胞間の非減衰シナプスの興奮性ニューロンから抑制性ニューロンへのコンダクタンス，抑制性ニューロンから興奮性ニューロンへのコンダクタンスを表わし，スパイクと同時に G^{ie}，G^{ei} の値となり時定数 3ms，4ms で減衰するものとする．また，g_{ij}^{ee} は興奮性ニューロン相互間の減衰シナプスのコンダクタンスを表わし，シナプス前からのスパイク入力とともに $G_{ij}^{ee} w_{ij} \alpha_{ij}$ の値から時間とともに時定数 3ms で減衰する．ここで，w_{ij} は速い学習シナプス荷重である．

α_{ij} は速い減衰を表わすパラメータで recovery time constant と呼ばれる．このパラメータは入力があったときは f 倍され，ないときは以下の式に従う．[1]

$$
\tau_\alpha \frac{d\alpha_{ij}}{dt} = 1 - \alpha_{ij} \qquad (12)
$$

G^{ie} は小さく，同期したスパイクだけが抑制性ニューロンのスパイクを引き起こす．またその投射範囲は狭い．一方，G^{ei} は興奮性ニューロンを抑制するのに十分なほど大きく，広範囲のニューロンへ投射する．

w_{ij} は（Fukai and Kanemura xx Figure 2）に示すようにタイミングに依存して増加または減衰させせる．すなわち，シナプス前とシナプス後のスパイクのタイミングに依存した Hebb 学習である．（w_{ij} は正規化される）

[Fukai and Kanemura xx Figure 2]

[1] Markram と Tsodyks[11] によれば，w_{ij} が遅い変化をしつつシナプスの減衰によって EPSP の形が修正される．f の値の変化が与える効果はこのモデルでは扱わない．実験的に，$0.65 \leq f \leq 0.85$，$\tau_\alpha < 1\mathrm{sec}$ であることが知られるため，本シミュレーションでは $f = 0.7$，$\tau_\alpha = 200\mathrm{ms}$ の値を用いた．なお，$f = 1$ の条件は非減衰シナプスに対応する．

4.2　シミュレーション結果

4.2.1　刺激特異的な周期性を持つ反応

基本的な性質を調べるため，Hebb 学習なしでポアソンスパイク列をネットワークへ入力として与えた．すると，個々のニューロン反応もポアソンスパイク列を示す一方で，興奮性ニューロンの活動が相互作用によってニューロン全体の活動の同期を引き起こした．（Fukai and Kanemura xx Figure 3a）．この興奮性ニューロンの活動は抑制性フィードバックによりすばやく抑制されると，数ミリ秒という短い時間幅で同期現象が起きた．

また，時間幅 τ_m の間にニューロンひとつあたりが受ける平均入力スパイク数の時間的変化（Fukai and Kanemura xx Figure 3c），および，減衰シナプスの $\alpha(t)$ の平均（同 Figure 3d）$\bar{\alpha(t)}$ のグラフから，減衰が十分に回復したときにニューロンの同期発火が生じていることがわかった．

その際，減衰シナプスの回復時定数 τ_α が重要なパラメータとなり，同期発火の間隔（ISyI: inter–synchronization interval）は τ_α の増加とともに長くなる．同期が周期的に起こると仮定すると，平均の ISyI と $\bar{\alpha(t)}$ の収束値の間には以下の近似式が成立する．

$$\alpha_c \simeq \frac{1 - e^{\mathrm{ISyI}/\tau_\alpha}}{1 - f^n e^{-\mathrm{ISyI}/\tau_\alpha}} \tag{13}$$

ここで，n はシナプス前からの同期スパイク入力の数を表し，$n = 3$ で収束値とみなす．この値は平均の ISyI や τ_α に依存しない．

以上の結果は，このモデルが異なる刺激を異なる同期発火パターンでコードしていることを示している．しかし，temporal coding はノイズに対して非常に弱い．そこで (1) 同期の temporal pattern が外乱に対してロバストであるか，(2) 異なるポアソンスパイク列は十分に異なるパターンを生成するか（刺激弁別），の 2 点について検討を行なった．

[Fukai and Kanemura xx Figure 3]

4.2.2　Temporal synchronization pattern のロバスト性

リファレンスの同期事象時刻に対して，ノイズとして $\pm d_s$ より小さなランダムの遅れ・進みをもつスパイク列を与え，これを学習した後のパフォーマンスを調べた．

リファレンスと同じ数の同期事象が起きたときを各試行の成功とした．リファレンスと成功試行の i 番目の同期事象の時刻をそれぞれ，$t_i^{(r)}$，t_i とし，時刻のずれの平均を

$$\Delta = \frac{1}{n_s}\sum_{i=1}^{n_s}|t_i - t_i^{(r)}| \tag{14}$$

とした．ここで n_s は出力パターンの同期事象数である．リファレンスパターンおよび初期シナプス荷重を変えてくり返しシミュレーションを行い，Δ の分布を求めそれらを正規化して扱った．

（Fukai and Kanemura xx Figure 5a, Figure 5b）はそれぞれ $d_s = 1.5$ms に対する $f = 0.7$ と $f = 1$ の場合の Δ 分布の例である．「一回の試行ですべての同期事象がレファレンスパターンと比べて ±20ms の範囲に入っていたときを成功とし，(成功率) = (成功回数) /(試行回数) と定義した．また，ネットワークのパフォーマンスはシナプス荷重の空間パターンに依存した．この方法では，学習で探索すべきシナプス荷重の空間パターンはかなり限られたものになってしまう．このネットワークの制約をゆるめるために，ここでは学習結果と比較を行いリファレンスパターンに対して最良の結果を導くネットワークを採用することとした．

[Fukai and Kanemura xx Figure 5]

次に，$f = 1$ で $d_s = 1.5$，$f = 0.7$ で $d_s = 1.5$，$f = 1$ で $d_s = 3.0$ のそれぞれの場合についての結果を（Fukai and Kanemura xx Figure 6）に示す．$f = 0.7$ の場合，Hebb 学習後に大きく成功率が上昇している．また，$d_s = 3.0$ms のとき学習後のパフォーマンスが最もよく，$d_s = 1.5$ms になると半減してしまっている．$f = 1$ の場合パフォーマンスの改善は見られなかった．ほとんどのシミュレーションで，減衰シナプスがあると同期事象の temporal pattern はノイズに対してロバストであった．

[Fukai and Kanemura xx Figure 6]

4.2.3　刺激弁別

異なるポアソンスパイク列をそれぞれ異なる同期事象パターンにこのネットワークが符号化するかどうかを調べた．

離散時間系で同期パターンを $S_a(1)$，$S_a(2)$ と 2 進の系列表現を用いる．$S_a(i) = 1$ は i 番目の時刻での同期事象を表し，$S_a(i) = 0$ はその他の場合とする．パターン

a，b の両者間の類似度を定量化するために，パターンのオーバーラップを

$$m_{ab} = \frac{1}{\sqrt{L_a L_b}} \sum_i S_a(i) S_b(i) \tag{15}$$

と定義する．L_a，L_b はそれぞれパターン a，b の同期事象の数を表す．また m_{ab} は $0 \leq m_{ab} \leq 1$ となる値で $m_{ab} = 1$ は時間幅 D 内で完全に一致した事を意味する．ISyI に比べて D が大きくなると m_{ab} は 1 に近づく．

いくつかの D について学習後の m_{ab} の平均値をプロットしたものを（Fukai and Kanemura xx Figure 7）に示す．実線はリファレンスと成功のオーバーラップ，点線はリファレンスと失敗のオーバーラップ，破線はリファレンスと独立なポアソン刺激反応とのオーバーラップである．時間のずれ $d_s = 1.5\mathrm{ms}$ で成功と失敗を分類された．この結果からわかる事は，成功した反応パターンではレファレンスを非常に似た反応を示すのに対して，失敗した反応パターンでは類似度は低い．時間解像度 D が 20 ~ 30ms ならば刺激弁別が可能であった．

5　まとめ

減衰シナプスを神経回路上での同期現象で動的シナプスを考慮すると，それぞれのシナプスで同期したシナプス効率の上昇・下降が生じる．いったんシナプス減衰が起こると同時に入力に対する感受性の低下が同期しているニューロン群で同時に生じ，回復するまでの一定の間は新しい同期事象が起きにくくなる．減衰シナプスという現象をモデルに組み込むことによって説明のつかなかった現象が簡潔に説明できる可能性がでてくるかもしれない．それと同時に，新しいニューロンの計算メカニズムやモデルの構築へつながると考えられる．

このように，個々のシナプス上に入力依存の活動をコントロールする機能を持たせて，一過性の同時性入力を再現しやすくするメカニズムをもつようになることが，減衰シナプス導入の利点である．1 度発生したニューロンへの入力（時空間ベクトル）を，そこで活動した各シナプスをある期間だけ実質的な活動を抑えることで，再び活動するタイミングが同期しやすくなることが示せる．この性質から，テンポラルコーディングで問題点となる「外乱に対する安定性」が減衰シナプスによって実現される可能性がある．脳のモデルを構築していく際，本当のニューロンがもつ特性を再度見つめ直しアプローチすることでより有用な計算メカニズム・機能の実現につながる可能性があるのではないだろうか．

参考文献

[1] Abbott L.F., Valera J.A., Sen K. and Nelson S.B., "Synaptic depression and cortical gain control", *Science*, **275**, pp.220–224 (1997)

[2] Artun Ö.B., Shouval H.Z. and Cooper L.N., "The effect of dynamic synapses on spatiotemporal receptive fields in visual cortex", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**, pp.11999–12003 (1998)

[3] Bi G-q and Poo M-m, "Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: Dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type", *J. Neurosci.*, **18**, pp.10464–10472 (1998)

[4] Chance F.S, Nelson S.B. and Abbott L.F., "Synaptic depression and the temporal response characteristics of V1 cells", *Journal of Neuroscience*, **18**, pp.4785–4799 (1998)

[5] deCharms R.C. and Merzenich M.M., "Primary cortical representation of sounds by the coordination of action–potential timing", *Nature*, **381**, pp.610–613 (1996)

[6] Fukai T. and Kamemura S., "Precisely–timed transient synchrony by depressing synapses", submitted for publication

[7] Galarreta W. and Hestrin S., "Frequency–dependent synaptic depression and the balance of excitation and inhibition in the neocortex", *Nature Neuroscience*, **1**, pp.587–594 (1998)

[8] Gerstner W., Kempter R., van Hemmen J.L. and Wagner H., "A neuronal learning rule for sub–millisecond temporal coding", *Nature*, **383**, pp.76–78 (1996)

[9] Gerstner W. and Abbott L.F., "Learning navigation maps through potentiation and modulation of hippocampal place cells", *J. Comput. Neurosci.*, **4**, pp.79–94 (1997)

[10] Goldman M.S., Nelson S.B. and Abbott L.F., “Decorrelation of spike trains by synaptic depression”, *Neurocomputing* (in press)

[11] Markram H. and Tsodyks M., “Redistribution of synaptic efficacy between neocortical pyramidal neurons”, *Nature*, **382**, pp.807–810 (1996)

[12] Markram H., Lübke J., Frotscher M. and Sakmann B., “Reguration of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic APs and EPSPs”, *Science*, **275**, pp.213–215 (1997)

[13] Markram H., Wang Y. and Tsodyks M., “Differential signaling via the same axon of neocortical pyramidal neurons”, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**, pp.5323–5328 (1998)

[14] Senn W., Wyler K., Streit J., Larkum M., Lüscher H.R., Merz F., Mey H., Müller L, Stainhauser D., Vogt K. and Wannier Th., “Dynamics of a random neural network with synaptic depression”, *Neural Networks*, **9**, pp.575–588 (1996)

[15] Senn W., Segev I. and Tsodyks M., “Reading neuronal synchrony with depressive synapses”, *Neural Computation*, **10**, pp.815–819 (1998)

[16] Tsodyks M. and Markram H., “The neural code between neocortical pyramidal neurons depends on neurotransmitter release probability”, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **94**, pp.719–727 (1997)

[17] Zador A.M. and Dobrunz L.E., “Dynamic synapses in the cortex”, *Neuron*, **19**, pp.1–4 (1997)