数理解析研究所講究録
第 181 巻 1973 年 45-49

Neuron のケーブル性

阪大 基工 塚原仲晃

§1. 序

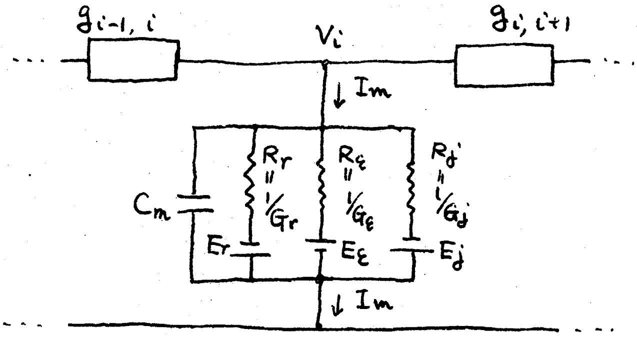
ニューロンの樹状突起の電気的性質の理論的な取り扱いには，樹状突起の幾何学的な計測値や，電気生理学的測定をもとにして，複雑な数学的検討が必要であるので，古典的なニューロンモデルでは無視されていった。しかし，大脳や小脳のニューロンでは，樹状突起の表面積は細胞体のそれの100倍にも達するものがあり，その表面には多数のシナプスがあり，それらのニューロンでの情報処理に重要なものであることが想像される。また，同一種類の大脳や小脳のニューロンを，進化の過程で各種の動物で比較してみると，樹状突起は動物の進化とともに発達する。また成長の過程についても，成長とともに樹状突起が著しく発達してくる。

Rallは1960年以来，脊髄の運動ニューロンについて，樹状突起を考慮にいれた数学モデルについての研究を発展させた。

一方，電気生理実験で，特定の機能をもつ入力が，樹状突起に限局していることが次才に明らかになってきた。ここでは，Rallのモデルと電気生理データをもとにして，脳幹ニューロンのケーブル性とその機能的意義について発表する。

§2. Rallのコンパートメント・モデル.

Rallの理論のうち，最も適用範囲が広いのは，樹状突起に分布している定数(膜容量，コンダクタンス)が，いくつかのコンパートメントに集中していると近似して，このコンパートメントが相互コンダクタンスでいくつか結合したコンパートメントモデルといわれているものである。ここで1つのコンパートメントは目的に応じて，樹状突起の1つの枝，又は1群の枝に対応すると考える。



i番目のコンパートメント.

I_m：膜電流密度

V_i：i番目のコンパートメントの膜電位.

C_m：膜容量,

$g_{i,i+1}$：iとi+1番目コンパートメントの相互コンダクタンス.

R_r, R_ε, R_j：静止，興奮性シナプス，抑制性シナプス・チャンネルの電気抵抗,

単一のコンパートメント内部では，次式が成立する。

$$I_m = C_m \dot{V}_i + G_r(V_i - E_r) + G_\varepsilon(V_i - E_\varepsilon) + G_j(V_i - E_j) \quad \cdots (1)$$

ここで $\varepsilon_i = G_\varepsilon / G_r$, $g_i = G_j / G_r$, $\tau = C_m / G_r$ とおいて，

$$\tau \dot{V}_i = -(1 + \varepsilon_i + g_i)(V_i - E_r) + I_m R_r + \varepsilon_i (E_\varepsilon - E_r) + g_i (E_j - E_r) \quad \cdots (2)$$

ここでさらに，$\mu_i = \dfrac{1 + \varepsilon_i + g_i}{\tau}$, $v_i = \dfrac{V_i - E_r}{E_\varepsilon - E_r}$, $\beta = \dfrac{E_j - E_r}{E_\varepsilon - E_r}$,

$\chi = \dfrac{I_m R_m}{E_\varepsilon - E_r}$, $v_s = \dfrac{\varepsilon_i + \beta g_i + \chi}{1 + \varepsilon_i + g_i}$ とおき

$$\dot{v}_i = -\mu_i (v - v_s) \quad \cdots (3)$$

多コンパートメントの場合は他のコンパートメントからの電流をうける。j 番目のコンパートメントからの影響は，$g_{ij}(v_j - v_i)$ で，これを i 番目のコンパートメントの C_m で割ったものを単一シナプスモデルの右辺に加えて，

$$\dot{v}_i = -\mu_i (v - v_s) + \sum_{j \neq i} \frac{g_{ij}(v_j - v_i)}{C_m} \quad \cdots (4)$$

$$= -\frac{1 + \varepsilon_i + g_i}{\tau} v_i + \frac{\varepsilon_i + \beta g_i + \chi_i}{\tau} + \sum_{j \neq i} \mu_{ij} v_j - \sum_{j \neq i} \mu_{ij} v_j \quad \cdot (5)$$

但し $\mu_{ij} = \dfrac{g_{ij}}{C_m}$.

ここで $f_i = \dfrac{\varepsilon_i + \beta g_i + \chi_i}{\tau}$, $\mu_{ii} = -\dfrac{1 + \varepsilon_i + g_i}{\tau} - \sum_{j \neq i} \mu_{ij}$ とおくと，

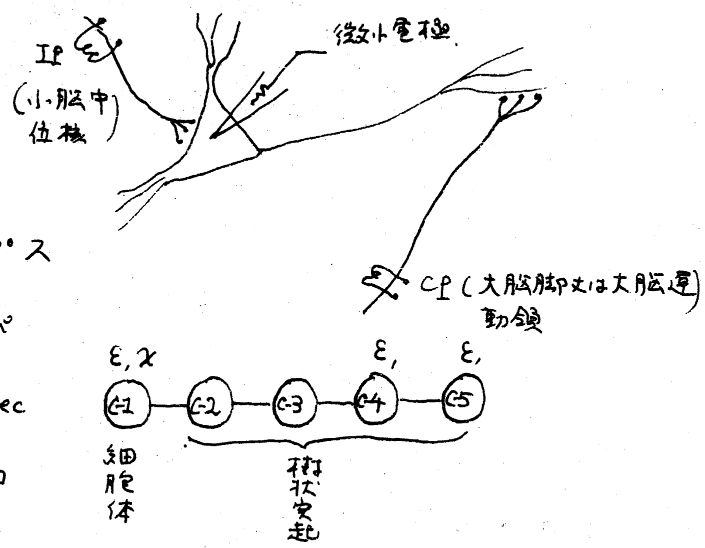
$$\dot{v}_i = f_i + \sum_j \mu_{ij} v_j \quad \cdots\cdots (6)$$

ここで μ_{ij} は $j \neq i$ のとき正，$j = i$ のときは負．また μ_{ij} は

iとjが隣接していなければ0となる。特別の場合として，性質の等しいコンパートメントが鎖状につながっている場合は　$\mu_{ij} = \mu_{ji} = \tau^{-1}\cdot(\Delta z)^{-2}$　と書ける。以下このモデルを採用した。

§3．赤核ニューロンのケーブル性

赤核ニューロンは，脳幹部にある巨大ニューロンで，大脳と小脳核より興奮性シナプスをうける。5コのコンパートメントでε_iが0.7 msecの矩形波状に，5つのコンパートメントにおこったときのC-1での電位の波形，およびC-1で膜電位を変化させたときの上記の電位の変化，またC-1に矩形波電流を流したときのC-1での過渡応答をΔzを種々に変化させて，計算した。これは，微小電極を用いた実験にそれぞれ対応するもので，これらの実験結果はこのモデルで統一的に説明できることがわかった。本研究は，Hans Hultborn博士，村上富士夫との共同研究の一部である。



[Discussion]

Q. 方程式は線型だが入力に対して出力がadditiveでないのはどういうわけか。

A. 方程式はconductanceに対してはlinearであるが、入力電位とconductanceとの関係はnon-linearなのでadditiveでなくなる。

Q. 1次元鎖状compartmentsで取扱うには条件がいると思うが。

A. 定性的にはRallのmodelに近似できる点もある。勿論定量的に条件を満しているかどうかを判然とさせることはできないが、当面等価回路的な考え方で1次元的に取扱い、組織学的なdataが細かく得られるようになれば、それに応じたcompartmentを採用する。

Q. 1次元鎖のcompartmentsの代りにCable equation流の取扱いでされた方が簡単ではないか。

A. Compartment modelでは、いろいろなconductanceの変化を自由な場所と時間に入れ易い。