

異なる時定数を持つ興奮性/抑制性集団からなる active rotator 結合系における振動・同期・カオス

金丸 隆志[†] 関根 優年[†]

[†] 東京農工大学 工学部 〒184-8588 東京都小金井市中町 2-24-16

E-mail: kanamaru@sekine-lab.ei.tuat.ac.jp

あらまし 異なる時定数を持つ興奮性/抑制性集団からなる active rotator の結合系を非線形 Fokker-Planck 方程式を用いて解析する. 平衡点近傍での固有値解析などから, ノイズ強度と結合強度に関する分岐図を描き, 振動やカオスが素子間同期を伴って現れることを明らかにした. さらに, 生理学実験でしばしば報告される「auto-correlogram では見られないが field-potential では観察される弱い同期振動」も見いだされた. (信学技報 NC2002-145, pp.71-76, 2003)

キーワード active rotator, 非線形 Fokker-Planck 方程式, 振動, 同期, カオス

Oscillation, synchronization, and chaos in the globally coupled active rotators with excitatory and inhibitory connections having different time constants

Takashi KANAMARU[†] and Masatoshi SEKINE[†]

[†] Department of Electrical and Electronic Engineering, Faculty of Technology, Tokyo University of Agriculture and Technology, Tokyo 184-8588, Japan

E-mail: kanamaru@sekine-lab.ei.tuat.ac.jp

Abstract The globally coupled active rotators with excitatory and inhibitory connections having different time constants are analyzed using the nonlinear Fokker-Planck equations. The bifurcation diagram for the noise intensity and the coupling strength is drawn based on the linear analysis around the equilibrium points, and it is found that the periodic or chaotic oscillations appear with the synchronization among the elements. Moreover, the weakly synchronized oscillations which are not observed in the auto-correlogram but observed in the field potential are also found.

Key words active rotator, nonlinear Fokker-Planck equation, oscillation, synchronization, chaos

1. はじめに

近年, 脳のダイナミクスの解析において, 単一細胞が発するパルス列や複数のパルス列間の相関に着目し, その情報処理的な意味を問い直す研究が増えている.

例えば, 文献 [1], [2] では, 一見確率的な振舞いをするように見える皮質ニューロンのパルス列に情報が含まれているのかが議論されている. さらに, 確率的に振る舞うように見えるニューロンであっても, 変動する入力に対する発火タイミングは再現性を持つことが知られている [3]. これはニューロンの発火タイミングは信頼性が高く, 情報のキャリアとしての役割を果たし得るということを示唆している.

また, 脳の視覚皮質や海馬では神経細胞の集団的な振舞いに

振動が見られ, なおかつ, 振動が見られる時には素子間の活動に同期が見られることが多く報告されている (レビューとしては文献 [4] を参照). その同期振動は, 視覚では視覚情報の統合に, 海馬では記憶の学習に関連しているのではないかと議論されている.

これらの事実から, 脳の振舞いを細胞レベルから理解するにはパルスに基づいたネットワークの理論的解析が重要になることがわかる.

本研究では興奮性素子と抑制性素子を含むパルスニューラルネットワークを Fokker-Planck 方程式を用いて解析する. Fokker-Planck 方程式を用いたパルスニューラルネットワークの解析に関する先行研究には文献 [5] があり, そこでは結合がランダムな leaky integrate and fire モデルの系を扱っている. そ

の際、結合のスパース極限をとることにより系を「1 素子 + 入力」に単純化し、そこから self-consistent な Fokker-Planck 方程式を導いている。また、文献 [6] においては、leaky integrate and fire モデルの層状ネットワークモデルにおける synfire chain の形成について、Fokker-Planck 方程式を用いて解析している。

本研究では興奮性素子と抑制性素子集団の全結合系を解析する。全結合系にすることで、ネットワーク全体の統計的な振舞いについての非線形 Fokker-Planck 方程式 [7] を立てることができるというメリットがある。過去の研究 [8] において、興奮性素子と抑制性素子の時定数が全て等しいというモデルを取扱い、その振動やカオスについて調べた。今回は抑制性素子の時定数が興奮性素子の時定数よりも長いモデルを取扱う。これは抑制性のシナプスポテンシャル (IPSP) の方が興奮性のポテンシャル (EPSP) よりも時間履歴が長いという生理学的な知見 [9] を取りこむためである。

2. 系の定義

興奮性素子集団 $\theta_E^{(i)}$ ($i = 1, 2, \dots, N_E$) および抑制性素子集団 $\theta_I^{(i)}$ ($i = 1, 2, \dots, N_I$) からなる全結合 active rotator 系を考える。

$$\begin{aligned} \tau_E \dot{\theta}_E^{(i)} = & 1 - a \sin \theta_E^{(i)} + \frac{g_{int}}{N_E} \sum_{j=1}^{N_E} (-\sin \theta_E^{(j)} + 1/a) \\ & - \frac{g_{ext}}{N_I} \sum_{j=1}^{N_I} (-\sin \theta_I^{(j)} + 1/a) + \xi_E^{(i)}(t), \end{aligned} \quad (1)$$

$$\begin{aligned} \tau_I \dot{\theta}_I^{(i)} = & 1 - a \sin \theta_I^{(i)} + \frac{g_{ext}}{N_E} \sum_{j=1}^{N_E} (-\sin \theta_E^{(j)} + 1/a) \\ & - \frac{g_{int}}{N_I} \sum_{j=1}^{N_I} (-\sin \theta_I^{(j)} + 1/a) + \xi_I^{(i)}(t), \end{aligned} \quad (2)$$

$$\langle \xi_k^{(i)}(t) \xi_l^{(j)}(t') \rangle = D \delta_{ij} \delta_{kl} \delta(t - t'). \quad (3)$$

active rotator は $a > 1$ のとき安定平衡点を持つ興奮系であり、このとき $-\sin(\theta^{(i)}(t)) + 1/a$ を観察すると、ランダムな揺動に対してパルス状の応答を見せる。本研究では active rotator をパルスニューロンのモデルとして採用する。以下、各素子の時定数は $\tau_E = 1$, $\tau_I = 2$ に固定し、さらに、系のパラメータは $a = 1.05$, $g_{int} = 1.0$ に固定する。

通常 active rotator の結合系を考える場合、拡散結合を考慮することが多い [10], [11] が、ここで取り扱う $-\sin(\theta^{(i)}(t)) + 1/a$ による結合は、神経系のシナプス結合をモデル化した結合となっている。また、 D は系に加わるガウシアンホワイトノイズの強度を表している。

時刻 t , 位相 θ_E, θ_I における素子数密度 $n_E(\theta_E, t)$, $n_I(\theta_I, t)$ を

$$n_E(\theta_E, t) \equiv \frac{1}{N_E} \sum_{i=1}^{N_E} \delta(\theta_E^{(i)} - \theta_E), \quad (4)$$

$$n_I(\theta_I, t) \equiv \frac{1}{N_I} \sum_{i=1}^{N_I} \delta(\theta_I^{(i)} - \theta_I), \quad (5)$$

と定義する。これらを用いると (1), (2) 式は以下のように書き直せる。

$$\begin{aligned} \tau_E \dot{\theta}_E^{(i)} = & 1 - a \sin \theta_E^{(i)} + \xi_E^{(i)}(t) \\ & + g_{int} \int_0^{2\pi} d\phi_E (-\sin \phi_E + 1/a) n_E(\phi_E, t) \\ & - g_{ext} \int_0^{2\pi} d\phi_I (-\sin \phi_I + 1/a) n_I(\phi_I, t), \end{aligned} \quad (6)$$

$$\begin{aligned} \tau_I \dot{\theta}_I^{(i)} = & 1 - a \sin \theta_I^{(i)} + \xi_I^{(i)}(t) \\ & + g_{ext} \int_0^{2\pi} d\phi_E (-\sin \phi_E + 1/a) n_E(\phi_E, t) \\ & - g_{int} \int_0^{2\pi} d\phi_I (-\sin \phi_I + 1/a) n_I(\phi_I, t). \end{aligned} \quad (7)$$

いま $N_E, N_I \rightarrow \infty$ の極限をとると、 $n_E(\theta_E, t)$, $n_I(\theta_I, t)$ はその統計平均と同一視できる。その近似で $n_E(\theta_E, t)$, $n_I(\theta_I, t)$ は以下のセルフ・コンシステントな連立非線形 Fokker-Planck 方程式 [7] に従う。

$$\frac{\partial n_E}{\partial t} = -\frac{1}{\tau_E} \frac{\partial}{\partial \theta_E} (A_E n_E) + \frac{D}{2\tau_E^2} \frac{\partial^2 n_E}{\partial \theta_E^2}, \quad (8)$$

$$\frac{\partial n_I}{\partial t} = -\frac{1}{\tau_I} \frac{\partial}{\partial \theta_I} (A_I n_I) + \frac{D}{2\tau_I^2} \frac{\partial^2 n_I}{\partial \theta_I^2}, \quad (9)$$

$$\begin{aligned} A_E(\theta_E, t) = & 1 - a \sin \theta_E \\ & + g_{int} \int_0^{2\pi} d\phi_E (-\sin \phi_E + 1/a) n_E(\phi_E, t) \\ & - g_{ext} \int_0^{2\pi} d\phi_I (-\sin \phi_I + 1/a) n_I(\phi_I, t), \end{aligned} \quad (10)$$

$$\begin{aligned} A_I(\theta_I, t) = & 1 - a \sin \theta_I \\ & + g_{ext} \int_0^{2\pi} d\phi_E (-\sin \phi_E + 1/a) n_E(\phi_E, t) \\ & - g_{int} \int_0^{2\pi} d\phi_I (-\sin \phi_I + 1/a) n_I(\phi_I, t). \end{aligned} \quad (11)$$

(8), (9) 式に従う $n_E(\theta_E, t)$, $n_I(\theta_I, t)$ を調べることで、興奮性素子集団 $\theta_E^{(i)}$ および抑制性素子集団 $\theta_I^{(i)}$ の同期の程度を調べることができる。

また、各素子の発火頻度や ISI の分散, CV 値などは (8), (9) 式に従う $n_E(\theta_E, t)$, $n_I(\theta_I, t)$ を (6), (7) 式に代入することで調べることができる。なお、このモデルを今後「infinite system」と呼称する。それに対し、(1), (2) 式に従うモデルを「finite system」と呼び、区別する。

図 1 に $n_E(\theta_E, t)$, $n_I(\theta_I, t)$ の典型的な振舞いを示した。比較のために $N_E = N_I = 1000$ の finite system の発火時刻のラスタプロットも同時に載せた。図 1 (a), (d) は興奮性素子と抑制性素子が平衡状態近傍で揺らいでいる場合、図 1 (b), (e) は興奮性素子がパルス幅程度の周期で周期発火をするが同期がない場合であり、いずれの場合も $n_E(\theta_E, t)$ と $n_I(\theta_I, t)$ は定常分布に収束する。それに対して図 1 (c), (f) は系が相関をもった周期振動をする場合であり、この時 $n_E(\theta_E, t)$ と $n_I(\theta_I, t)$ も時間的に周期振動する。

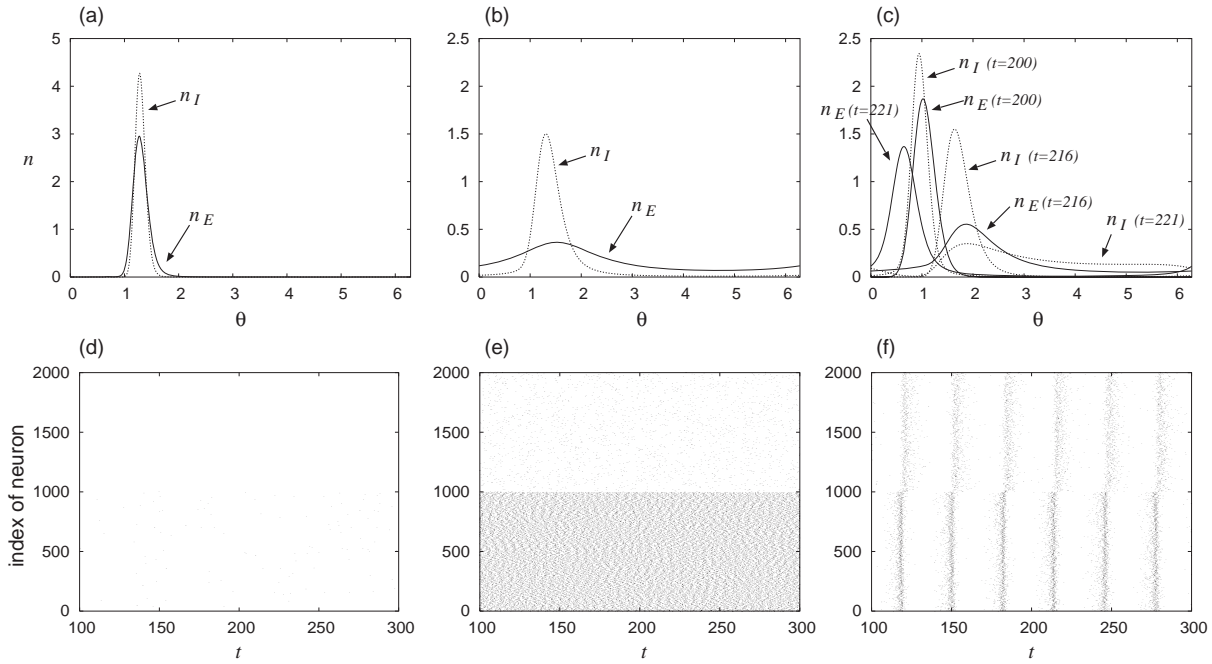


図 1 (a) $D = 0.01$, $g_{ext} = 0.2$, (b) $D = 0.05$, $g_{ext} = 0.2$, (c) $D = 0.05$, $g_{ext} = 1.0$ における分布 n_E , n_I の数値解. また, (d), (e), (f) はそれぞれ対応する finite system の全素子の発火時刻のプロットである. なお, finite system は $N_E = N_I = 1000$ とし, グラフは $0 \leq i < 1000$ が興奮性素子, $1000 \leq i < 2000$ が抑制性素子となるようにプロットしてある.

3. 分岐解析

Fokker-Planck 方程式の平衡点回りの固有値解析などにより, $D - g_{ext}$ 平面における系の分岐図を描いたのが図 2 である. 実線は Hopf 分岐, 点線は saddle-node 分岐, 一点鎖線は global bifurcation である. これらの分岐の詳細は講演にて触れる.

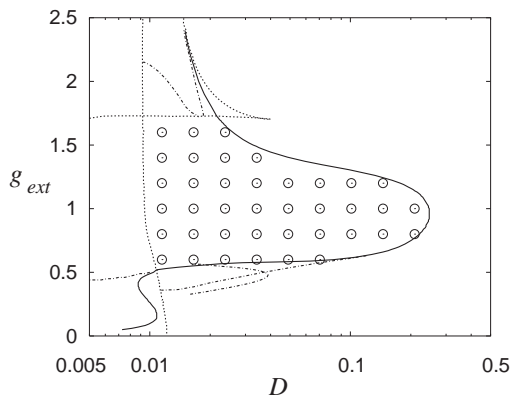


図 2 ($D - g_{ext}$) 平面における分岐図. 実線は Hopf 分岐, 点線は saddle-node 分岐, 一点鎖線は global bifurcation である. 白丸は時間的に変動する解が系の唯一のアトラクターである領域を表している.

なお, 白丸は時間的に変動する解が系の唯一のアトラクターである領域を表している. 一方, 白丸以外の領域では, 振動解が存在しない領域, 系に複数のアトラクターが共存する領域, など

が存在し, 特に系にカオスアトラクターが存在することもある.

第 4 章においてこのカオスアトラクターに関する解析を行う. また, 第 5 章において, 白丸の領域における素子の出力パルスの解析を行ない, 生理実験データと対応についての考察を行う.

4. カオス解析

前章で触れたように, 分岐図のある領域では系にカオスが存在する. 本章ではこの分岐を扱おう. いま, 確率流平面 (J_E, J_I) にて $D = 0.03$, $g_{ext} = 0.52$ における安定平衡点 S_1 および周期解 L_1, L_C を観察したのが図 3 (a) である. ただし, 確率流は $\theta_E = \theta_I = 3\pi/2$ において観察した. 3 つの安定解が共存していることがわかる.

$D = 0.03$, $g_{ext} = 0.495$ におけるそれぞれの軌道を図 3 (b) に示した. L_C がカオス的に変動していることがわかる. なお, 図 3 (a) および (b) の L_C はそれぞれ周期解とカオス解であって同じものではないが, 同じ分岐に由来する軌道であるため, 以後 L_C という呼称で統一する. また, L_1 と L_C は交わっているように見えるが, これは高次元の軌道を (J_E, J_I) 平面に写像したためである.

このとき, L_1, L_C, S_1 を $N_E = N_I = 1000$ の finite system で観察するとそれぞれ 図 4 (a), (b), (c) のようになる. 系の初期状態を変えることで, 系に 3 つの振動状態が現れることがわかる.

系の Poincaré section をとることで, このカオスはリミットサイクルが周期倍分岐を経て得られること, さらにカオス的軌

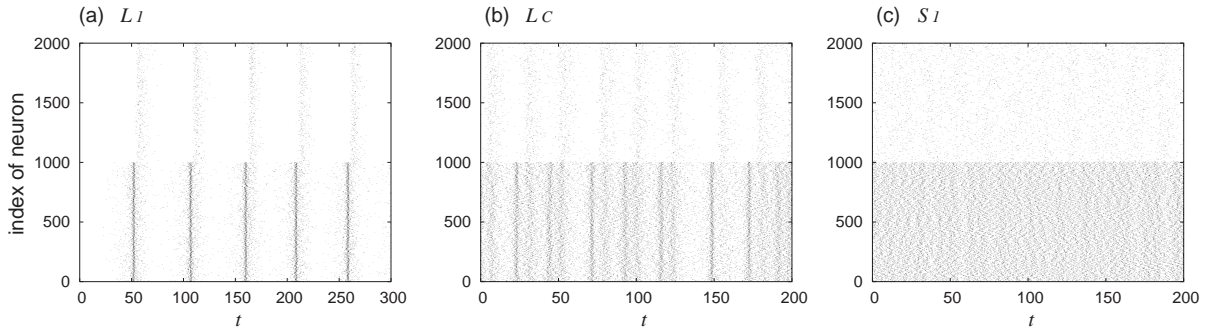


図4 $D = 0.03$, $g_{ext} = 0.495$, $N_E = N_I = 1000$ の finite system における (a) L_1 , (b) L_C , (c) S_1 .

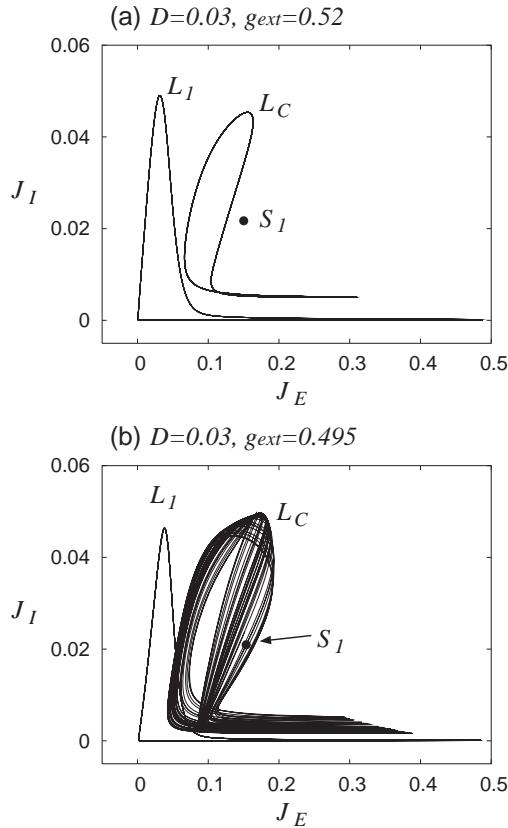


図3 (a) $D = 0.03$, $g_{ext} = 0.52$ および (b) $D = 0.03$, $g_{ext} = 0.495$ における安定平衡点 S_1 および変動解 L_1 , L_C .

道の最大 Lyapunov 数が正になることを確かめた (図は省略).

5. パルス解析

前章までは, Fokker-Planck 方程式 (8), (9) 式の解析を行い, 素子集団の平均的な振舞いについて調べて来た. 本章では (6), (7), (8), (9) 式で記述される infinite system の振舞いを調べる. infinite system は, 素子数が無限大のネットワーク内の素子 1 つの振る舞いを表すと考えられる. infinite system の解析によって, 生理実験で得られる 1 素子の出力パルス列との比較が可能になると考えられる. なお, 本章では時間的に変動する解が系の唯一のアトラクターである領域, すなわち図 2 の白丸

の領域のみを調べる.

素子の発火時刻から ISI (inter-spike interval), CV 値, パルスの相関係数 C [12] を計算し, これらをパルスの特徴を表す量としよう. 興奮性/抑制性集団の ISI, CV 値, 相関係数 C をそれぞれ T_E , T_I , C_{VE} , C_{VI} , C_{EE} , C_{II} とし, それらのノイズ強度 D 依存性を調べたのが図 5 である. 特に, 興奮性素子の振る舞いに着目しよう. これは, 生理学実験では興奮性素子のパルス列を観測することが多いからである.

全ての g_{ext} において, SNL (saddle-node on limit cycle) 分岐近傍では発火周期 (T) が長く, 同期の程度 (C) は高く, 発火の乱雑性 (C_V) は低い. これは, SNL 分岐近傍では系は saddle と node が消滅した位置に滞在する時間が長いからである. この発火を SSR (slow, synchronous, and regular) 発火と名付けよう. この命名規則は文献 [5] に従ったものである.

Hopf 分岐近傍において, $g_{ext} = 0.7$ では発火周期が短く, 同期の程度と発火の乱雑性はともに低い. 一方, $g_{ext} = 1.0$ では発火周期は短く, 同期の程度は低いが, 発火の乱雑性は高い. それゆえ, これらの発火をそれぞれ FAR (fast, asynchronous, and regular) 発火および FAI (fast, asynchronous, and irregular) 発火と名付ける.

また, $g_{ext} = 1.5$ での Hopf 分岐近傍では D の増加にたいして T が増加するという異常性を見せることがわかる (図 5 (c)). そのメカニズムは以下で探るが, ここではこの発火を SAI (slow, asynchronous, and irregular) 発火と名付けよう.

ここで, SSR, FAR, FAI, SAI 発火の様子を $N_E = N_I = 1000$ の finite system で観察しよう. 図 6 は各発火の発火時刻のラスタプロットである. 以下で定義される興奮性素子の field potential

$$F_p = \frac{1}{N_E} \sum_{i=1}^{N_E} \left(-\sin(\theta_E^{(i)}(t)) + 1/a \right), \quad (12)$$

の時系列も同時に載せた.

SSR 発火 (図 6(a)) はほとんどの素子が強く同期して発火しているのがわかる.

FAR 発火 (図 6(b)) は全ての素子が高い発火頻度で発火しているが, 同期は弱いことがわかる. 興奮性素子の発火を拡大すると, 各素子は 1 周期 (周期約 15) につき複数回発火している

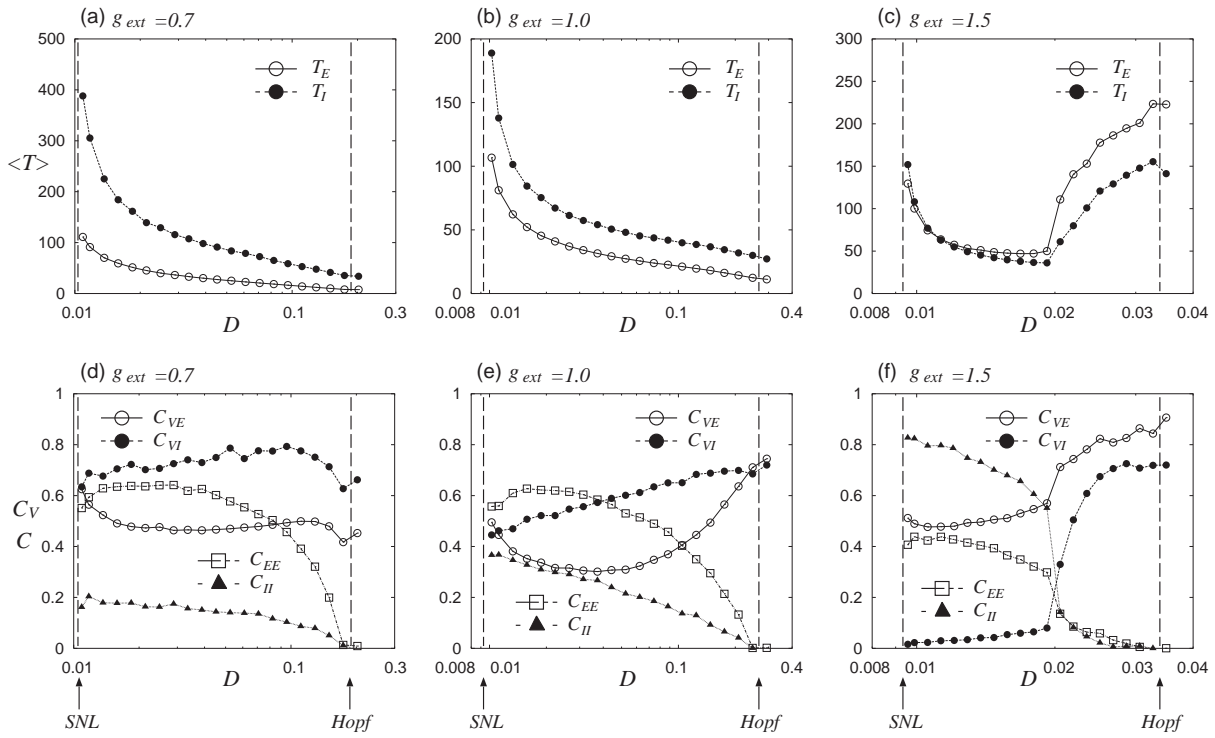


図5 $T_E, T_I, C_{VE}, C_{VI}, C_{EE}, C_{II}$ のノイズ強度 D 依存性. (a), (d) $g_{ext} = 0.7$, (b), (e) $g_{ext} = 1.0$, (c), (f) $g_{ext} = 1.5$.

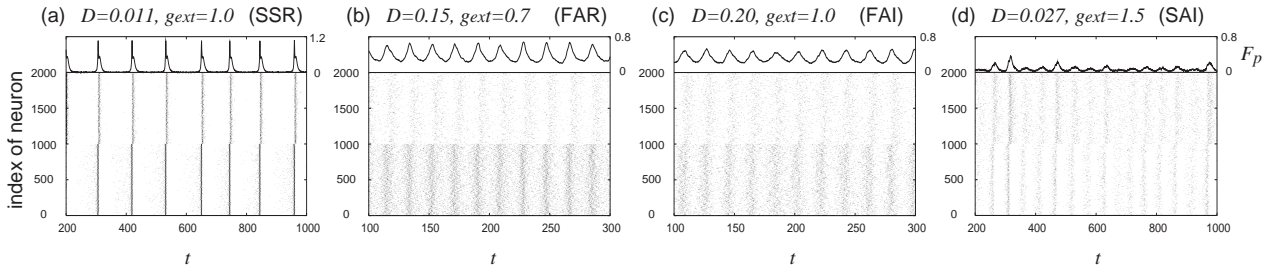


図6 発火の分類. (a) SSR, (b) FAR, (c) FAI, (d) SAI の finite system の発火時刻のラスタープロット. finite system は $N_E = N_I = 1000$ である.

ことがわかる. これは他素子からの入力が大きく興奮性素子が常に発火するためである. そのため各素子がパルスの幅程度の周期 (周期約 5) で発火しつづけることになり, 一素子あたりの発火の周期性は高い.

FAI 発火 (図 6(c)) も全ての素子の発火頻度は高く, 同期は弱い. ただし FAR 発火とは異なり, 各素子は 1 周期 (周期約 20) につきほぼ 1 回しか発火しない. そのため発火時刻のばらつきは大きくなり, C_V は大きくなる. なお FAR 発火と FAI 発火は連続的に遷移するため, 明確に区別することはできないことに注意しよう.

SAI 発火 (図 6(d)) も FAR 発火や FAI 発火と同じく同期が弱い (asynchronous) 発火であるが, これらの発火とは本質的に異なる点が存在する. 以下でそれをみよう. 図 6 (d) の $200 \leq t \leq 600, 1 \leq i \leq 10$ の範囲を拡大したのが図 7 である. これをみると分かるように, 各周期 (周期約 50) において発火

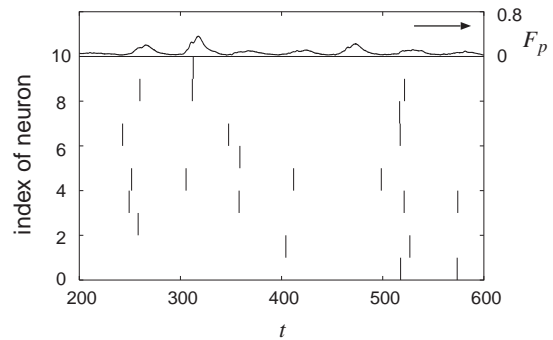


図7 SAI 発火 (図 6 (d)) の $200 \leq t \leq 600, 1 \leq i \leq 10$ の範囲における拡大図.

している素子は全素子の一部である. すなわち, SAI 発火をしている素子の周期性および素子間同期は非常に弱い.

さらに, SAI 発火は field potential F_p には周期性が見られるが (図 6 (d)), 一素子の auto-correlogram を見ると非常に周期性が弱いことがわかる (図は省略). 生理学実験で見られる周期発火には, 一素子の auto-correlogram からは周期性が検出されず, 素子の集団的振る舞いである field-potential を観察することで初めて周期性がわかるものが存在することが報告されている [13]~[15] が, SAI 発火はこの生理実験の結果に非常に近いと考えられる.

SAI 発火のメカニズムは以下の様に理解される. ネットワークに属する素子に加わる入力 (1), (2) 式 (あるいは (6), (7) 式) からわかるように「平均場入力 + ノイズ」である. 系に周期解が存在するとき平均場入力は系に対して周期入力として振る舞う. この周期入力が素子の発火の閾値以下となるときに SAI 発火があらわれるのである. SAI 発火が起こる境界を図 8 に示した. 同時に, 各パラメータ領域で典型的に見られる発火状態も書き入れた. この境界は (6), (7), (8), (9) 式であらわさ

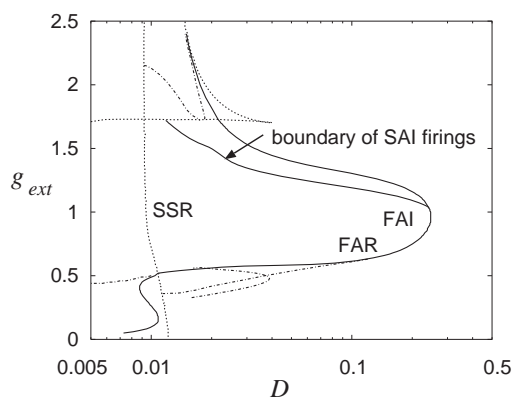


図 8 SAI 発火の境界.

れる infinite system において $\xi_E^{(i)}(t) = \xi_I^{(i)}(t) = 0$ とおいた系を考え, 系が発火し始めるパラメータを求めたものである. この境界と Hopf 分岐線, saddle-node 分岐線で囲まれた領域では SAI 発火が系の唯一の安定な発火状態である.

6. まとめ

異なる時定数を持つ興奮性/抑制性集団からなる active rotator の結合系を非線形 Fokker-Planck 方程式を用いて解析した. 平衡点近傍での固有値解析などから, ノイズ強度と結合強度に関する分岐図を描き, 振動やカオスが素子間同期を伴って現れることを明らかにした. さらに, 生理学実験でしばしば報告される「auto-correlogram では見られないが field-potential では観察される弱い同期振動 (SAI 発火)」も見いだされた.

なお, SAI 発火下において一素子に加わる「閾値以下の周期入力 + ノイズ」という入力は stochastic resonance [16] の枠組みでしばしば扱われるが, ここでは外部入力なしでそのような状況が実現されていることに注意しよう.

このように SAI 発火には「閾値以下の周期入力」が重要なのであるが, これを確率流の平面 (J_E, J_I) での軌道で見ると, 「Hopf 分岐が原点近傍で起こる」ことが重要である. このよう

なことが起こるためには, 「興奮性素子と抑制性素子の発火のバランスが取れていること [2], [17]」が必要である. 過去の研究において, $\tau_E = \tau_I = 1$ の時は興奮性素子の影響が強く SAI 発火は起こらないことが分かっている [8]. 今回 $\tau_E = 1, \tau_I = 2$ の場合を取扱ったが, これは抑制性素子による抑制の効果を相対的に強め, その結果興奮性素子と抑制性素子のバランスが実現したと考えることができる.

本研究の一部は, 文部科学省科学研究補助金 (若手研究 B) 課題番号 14780260 の一環として行われた.

文 献

- [1] W.R. Softky and C. Koch, “The highly irregular firing of cortical cells is inconsistent with temporal integration of random EPSPs,” *J. Neurosci.*, Vol.13, no.1, pp.334–350, 1993.
- [2] M.N. Shadlen and W.T. Newsome, “Noise, neural codes and cortical organization,” *Curr. Opin. Neurobiol.*, vol.4, pp.569–579, 1994.
- [3] R.R. de Ruyter van Steveninck, G.D. Lewen, S.P. Strong, R. Koberle, and W. Bialek, “Reproducibility and variability in neural spike trains,” *Science*, vol.275, pp.1805–1808, 1997.
- [4] C.M. Gray, “Synchronous oscillations in neuronal systems: mechanisms and functions,” *J. Comput. Neurosci.*, vol.1, pp.11–38, 1994.
- [5] N. Brunel, “Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons,” *J. Comput. Neurosci.*, vol.8, pp.183–208, 2000.
- [6] H. Câteau and T. Fukai, “Fokker-Planck approach to the pulse packet propagation in synfire chain,” *Neural Networks*, vol.14, pp.675–685, 2001.
- [7] Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*, Springer, Berlin, 1984.
- [8] T. Kanamaru and M. Sekine, “An analysis of the globally connected active rotators with excitatory and inhibitory connections using the Fokker-Planck equation,” *Phys. Rev. E*, in press, 2003.
- [9] Ö. Bernander, R.J. Douglas, K.A.C. Martin, and C. Koch, “Synaptic background activity influences spatiotemporal integration in single pyramidal cells,” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol.88, pp.11569–11573, 1991.
- [10] S. Shinomoto and Y. Kuramoto, “Phase transitions in active rotator systems,” *Prog. Theor. Phys.*, vol.75, no.5, pp.1105–1110, 1986.
- [11] S. Tanabe, T. Shimokawa, S. Sato, and K. Pakdaman, “Response of coupled noisy excitable systems to weak stimulation,” *Phys. Rev. E*, vol.60, no.2, pp.2182–2185, 1999.
- [12] G. Palm, A.M.H.J. Aertsen, and G.L. Gerstein, “On the significance of correlations among neuronal spike trains,” *Biol. Cybern.* vol.59, pp.1–11, 1988.
- [13] C.M. Gray and W. Singer, “Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex,” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* vol.86, pp.1698–1702, 1989.
- [14] G. Buzsáki, Z. Horváth, R. Urioste, J. Hetke, and K. Wise, “High-frequency network oscillation in the hippocampus,” *Science* vol.256, pp.1025–1027, 1992.
- [15] A. Fisahn, F.G. Pike, E.H. Buhl, and O. Paulsen, “Cholinergic induction of network oscillations at 40Hz in the hippocampus in vitro,” *Nature* vol.394, pp.186–189, 1998.
- [16] L. Gammaitoni, P. Hänggi, P. Jung, and F. Marchesoni, “Stochastic resonance,” *Rev. Mod. Phys.* vol.70, no.1, pp.223–287, 1998.
- [17] C. van Vreeswijk and H. Sompolinsky, “Chaos in neuronal networks with balanced excitatory and inhibitory activity,” *Science*, vol.274, pp.1724–1726, 1996.