

class 1 ニューラルネットワークの canonical model が見せる振動・同期現象

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 Hoppensteadt と Izhikevich による weakly connected neural network の枠組みを用いて class 1 ニューラルネットワークの canonical model の振舞いを数値的に解析した。そして、同期周期解が発生するメカニズムを分岐理論に基づいて明らかにし、さらに、生理学実験でしばしば報告される弱い同期振動を観察した。ここで得られた結果と class 1 ニューロンのモデルである Morris-Lecar モデル結合系のシミュレーション結果との比較も行った。

(信学技報, Vol.103, No.732, (NC2003-138), pp.17-22 (2004)).

キーワード class 1 ニューロン, canonical model, 非線形 Fokker-Planck 方程式, 振動, 同期

Oscillations and synchronizations in class 1 neural networks

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 A canonical model of class 1 neural networks with noise is derived based on the weakly connected neural networks proposed by Hoppensteadt and Izhikevich, and its behaviors are numerically analyzed using the nonlinear Fokker-Planck equation. The bifurcation structure is clarified and the mechanism of the emergence of synchronized firings is understood. Those results are compared with those of a network of Morris-Lecar neurons.

Key words class 1 neuron, canonical model, nonlinear Fokker-Planck equation, oscillation, synchronization

1. はじめに

以前の研究において、興奮性/抑制性結合からなる active rotator の結合系を考え、その振動・同期現象を Fokker-Planck 方程式を用いて数値解析した [1]~[3]。これらが脳内の振動・同期現象の発生メカニズムに関連していると我々は期待しているが、その結果と脳内のダイナミクスとの数学的対応は明らかではない。今回我々は上記の結果を Hoppensteadt と Izhikevich による weakly connected neural network [4] の枠組みでとらえなおし、class 1 ニューロンによるネットワークの canonical model (normal form) として記述し直すことを試みる。このモデルは、ニューロンのモデルに「class 1 であること (saddle-node 分岐によって発火が起こる)」、「分岐点近傍であること」などの条件を課したときに、任意の弱結合に対して導かれる位相モデルである。これにより、モデルと脳内のダイナミクスとの対応がつけられ、また、pulse-coupling やホワイトノイズを用いることの正当性が裏付けられる。

さらに、得られた結果と class 1 ニューロンのモデルである Morris-Lecar モデル結合系のシミュレーション結果との比較も行う。

2. 弱く結合した class 1 ニューロン結合系の canonical model

今、weakly connected form を持つ以下の系

$$\dot{x}_i = f_i(x_i, \lambda) + \epsilon \sum_{j=1}^n g_{ij}(x_j, \lambda, \epsilon) + \epsilon^{3/2} \eta_i(t), \quad (1)$$

を考える。これは文献 [4] で用いられている系にノイズ項 $\epsilon^{3/2} \eta_i(t)$ を加えたものである。 x_i は 1 次元トーラス S^1 上で定義された変数で、 i 番目のニューロンの内部状態を表す。 f_i は 1 素子のダイナミクス、 g_{ij} は素子 j から素子 i への相互作用であり、 $\epsilon \ll 1$ は結合の強さをスケールする微小量、 $\eta_i(t)$ は素子 i に加わる揺らぎである。

λ は分岐パラメータを表すベクトルであり、 f_i は $\lambda = 0$,

$x_i = 0$ で limit cycle 上の saddle-node 分岐を起こすとする。すなわち、以下が満たされる。

$$f_i(0, 0) = 0, \quad (2)$$

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(0, 0) = 0. \quad (3)$$

また、 $\lambda = \epsilon\lambda_1 + \epsilon^2\lambda_2 + O(\epsilon^3)$ とスケールされているとする。すなわち、今系は分岐点に十分近い。さらに、 x_j が平衡点 $x_j = 0$ に十分近いときは $g_{ij}(x_j, \lambda, \epsilon) = 0$ であるとする。これはニューロンの結合を考える場合は自然な仮定である。さらに、系に nontrivial な現象が起こるためには adaptation condition [4]

$$D_\lambda f_i(0, 0)\lambda_1 + g_{ij}(0, 0, 0) = 0 \quad (4)$$

が満たされる必要があり、それより

$$D_\lambda f_i(0, 0)\lambda_1 = 0 \quad (5)$$

が成り立つ。

系に加わる揺らぎ $\eta_i(t)$ は以下のようにガウシアンホワイトノイズ $\eta_i^G(t)$ または Ornstein-Uhlenbeck 過程 $\eta_i^{OU}(t)$ を考える。

$$\eta_i(t) = \begin{cases} \eta_i^G(t), \\ \eta_i^{OU}(t), \end{cases} \quad (6)$$

$$\langle \eta_i^G(t)\eta_i^G(t') \rangle = D_0\delta(t-t'), \quad (7)$$

$$\langle \eta_i^{OU}(t)\eta_i^{OU}(t') \rangle = \frac{D_0}{\gamma} \exp(-\gamma|t-t'|), \quad (8)$$

以下、この確率微分方程式を Stratonovich の意味で取り扱う。

以上の条件のもとで、(1) 式であらわされる系は以下の位相モデルを canonical model としてもつ。

$$\begin{aligned} \dot{\theta}_i &= (1 - \cos \theta_i) + (1 + \cos \theta_i) \\ &\times \left(r_i + \xi_i(t) + \sum_{j=1}^n s_{ij}\delta(\theta_j - \pi) \right), \end{aligned} \quad (9)$$

$$\langle \xi_i(t)\xi_i(t') \rangle = D\delta(t-t'), \quad (10)$$

ただし、 $\xi_i(t)$ はガウシアンホワイトノイズである。全ての結合が δ 関数による pulse 結合に、Ornstein-Uhlenbeck 過程がガウシアンホワイトノイズに変換されることに注意しよう。

分岐点に近い class 1 ニューロンの弱結合系 (1) は、適当な変数変換によって (9) 式の canonical model に変換されることに注意しよう。すなわち、(9) 式を解析した結果は、現実の脳内の結合系を含む広いクラスのモデルに当てはまる universal なものとなる。

なお、 r_i は素子の分岐パラメータであり、 $r_i > 0$ であれば素子は振動し続け、 $r_i < 0$ であれば素子は安定平衡点をもつ excitable system となる。この安定平衡点は

$$\theta_0 = -\arccos \frac{1+r_i}{1-r_i}, \quad (11)$$

であり、 r_i が 0 に近いと θ_0 は 0 に近づく。本研究では $r_i < 0$ の excitable な素子を取り扱う。

なお、canonical model (9) 式の導出は省略するが、ポイントは、素子が saddle-node 分岐点に近く内部状態がゆっくり変動するため、結合とノイズの時間スケールが相対的に短くなり、結合は pulse 結合に、ノイズはホワイトノイズになることである。

3. 興奮性ニューロンと抑制性ニューロンの結合系

ここでは以下の興奮性ニューロンと抑制性ニューロンの結合系

$$\begin{aligned} \dot{\theta}_E^{(i)} &= (1 - \cos \theta_E^{(i)}) + (1 + \cos \theta_E^{(i)}) \\ &\times (r_E + \xi_E^{(i)}(t) + I_{EE}(t) - I_{EI}(t)), \end{aligned} \quad (12)$$

$$\begin{aligned} \dot{\theta}_I^{(i)} &= (1 - \cos \theta_I^{(i)}) + (1 + \cos \theta_I^{(i)}) \\ &\times (r_I + \xi_I^{(i)}(t) + I_{IE}(t) - I_{II}(t)), \end{aligned} \quad (13)$$

$$I_{XY}(t) = \frac{g_{XY}}{N_Y} \sum_{j=1}^{N_Y} \delta(\theta_Y^{(j)} - \pi), \quad (14)$$

$$\langle \xi_X^{(i)}(t)\xi_Y^{(j)}(t') \rangle = D\delta_{XY}\delta_{ij}\delta(t-t'), \quad (15)$$

を考える。ただし、 X, Y は興奮性集団 E または抑制性集団 I のどちらかを表す。 N_Y は集団 Y の素子数、 g_{XY} は集団 Y から集団 X への結合の強さ、 δ_{XY} 、 δ_{ij} は Kronecker のデルタである。

このモデルは (9) 式の形をしていることに注意しよう。すなわち、分岐点に近い class 1 ニューロンが平均場で結合した系は適当な変数変換によって (12) 式と (13) 式の canonical model に変換される。ただし、ここでは分岐パラメータ r_E, r_I とノイズ強度 D が一様であるなどの制約を設けた。

また、集団 Y の j 番目の素子の k 番目の発火時刻 $t_{Yk}^{(j)}$ を位相 $\theta_Y^{(j)}$ が π を超える時刻と定義すると、結合項は

$$I_{XY}(t) = \frac{g_{XY}}{2N_Y} \sum_{j=1}^{N_Y} \sum_k \delta(t - t_{Yk}^{(j)}), \quad (16)$$

と書き直せることに注意しよう。なお、canonical model を用いると位相 $\theta = \pi$ においては結合やノイズに依存せず $\theta_E^{(i)} = \theta_I^{(i)} = 2 > 0$ となるため、発火が自然に定義できることにも注意しよう。

この canonical model の解析には、時刻 t 、位相 θ_E, θ_I における素子数密度

$$n_E(\theta_E, t) \equiv \frac{1}{N_E} \sum \delta(\theta_E^{(i)} - \theta_E), \quad (17)$$

$$n_I(\theta_I, t) \equiv \frac{1}{N_I} \sum \delta(\theta_I^{(i)} - \theta_I), \quad (18)$$

に対する連立 Fokker-Planck 方程式 [6], [7]

$$\begin{aligned} \frac{\partial n_E}{\partial t} &= -\frac{\partial}{\partial \theta_E} (A_E n_E) \\ &+ \frac{D}{2} \frac{\partial}{\partial \theta_E} \left\{ B_E \frac{\partial}{\partial \theta_E} (B_E n_E) \right\}, \end{aligned} \quad (19)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial n_I}{\partial t} &= -\frac{\partial}{\partial \theta_I} (A_I n_I) \\ &+ \frac{D}{2} \frac{\partial}{\partial \theta_I} \left\{ B_I \frac{\partial}{\partial \theta_I} (B_I n_I) \right\}, \end{aligned} \quad (20)$$

$$\begin{aligned} A_E(\theta_E, t) &= (1 - \cos \theta_E) + (1 + \cos \theta_E) \\ &\times (r + I_{EE}(t) - I_{EI}(t)), \end{aligned} \quad (21)$$

$$\begin{aligned} A_I(\theta_I, t) &= (1 - \cos \theta_I) + (1 + \cos \theta_I) \\ &\times (r + I_{IE}(t) - I_{II}(t)), \end{aligned} \quad (22)$$

$$B_E(\theta_E, t) = 1 + \cos \theta_E, \quad (23)$$

$$B_I(\theta_I, t) = 1 + \cos \theta_I, \quad (24)$$

を用いる。各素子集団の確率流は

$$J_E(\theta_E, t) = A_E n_E - \frac{D}{2} B_E \frac{\partial}{\partial \theta_E} (B_E n_E), \quad (25)$$

$$J_I(\theta_I, t) = A_I n_I - \frac{D}{2} B_I \frac{\partial}{\partial \theta_I} (B_I n_I), \quad (26)$$

で定義される。

いま, (16) 式で表される $I_{XY}(t)$ は $N_Y \rightarrow \infty$ で

$$I_{XY}(t) = \frac{g_{XY}}{2} J_Y(\pi, t), \quad (27)$$

$$= g_{XY} n(\pi, t), \quad (28)$$

と書き直せる。(19), (20) 式の Fokker-Plank 方程式と (28) 式によって (12), (13) 式の canonical model の振る舞いを解析することができる。

4. 対称系 ($r_E = r_I$) の解析

本章では, 興奮性集団の素子と抑制性集団の素子のパラメータが等しい ($r_E = r_I \equiv r$) 系を解析する。また, $r = -0.025$ に固定する。これは系が excitable system となるパラメータである。すなわち, 各素子は (11) 式であらわされる安定平衡点を持ち, ノイズがないと発火が起こらない条件である。

また, 簡単のため集団間の結合を $g_{EE} = g_{II} \equiv g_{int}$, $g_{EI} = g_{IE} \equiv g_{ext}$ と定める。

このとき, 集団内結合強度 g_{int} を固定して, ノイズ強度 D と集団間結合強度 g_{ext} に関して系の分岐図を数値的に調べて描くと図 1 (a)~(c) のようになる。縦軸の g_{ext} は $[0, g_{int}]$ の範囲で調べた。各領域に振られた番号は, 図 1 (d) に示した確率流平面 (J_E, J_I) 上での流れの模式図に対応している。丸で囲まれた番号には周期解が存在することが, 二重丸で囲まれた番号には周期解以外の安定な解が存在しないことを示している。

ここで, 図 1 (d) を用いて分岐図を理解しよう。まず, ノイズ強度 D が小さいとき, 流れの模式図 1, 3, 4, 5 などのように原点に近い安定平衡点 S_0 が存在する。これは, ノイズ強度が小さいために全素子がほとんどの間, 各素子の安定平衡点のまわりで揺らんでいる状態を表している。一方ノイズ強度 D が大きいときは流れの模式図 2 のように, 系の安定な状態は $J_E > J_I > 0$ を満たす安定平衡点 S_1 しか存在しない。これは素子レベルで見ると, 全素子が同期せずに高い頻度で発火し続ける状態に対応する。安定平衡点 S_0 および S_1 に対応する素子の発火パターンを図 2 (a), (e) に示した。これは素子数 $N_E = N_I = 5000$ の系のシミュレーション結果で, 興奮性素子が $0 \leq i < 5000$ に, 抑制性素子が $5000 \leq i < 10000$ に並ぶように配置してある。 S_0 はほとんどの素子が低頻度でランダム発火していることが, S_1 はほとんどの素子が高頻度で無相関なランダム発火していることがわかる。また, 図 2 (b), (f) は対応する (J_E, J_I) 平面上での平衡点の表示である。

そして, 典型的には S_0 が saddle-node on limit cycle 分岐で消滅するとき, あるいは S_1 が Hopf 分岐によって安定性を

失うときに周期解が現れる。saddle-node on limit cycle 分岐および Hopf 分岐に近い周期解に対応する発火パターンをそれぞれ図 2 (c), (g) に示す。また, 図 2 (d), (h) は対応する (J_E, J_I) 平面上でのリミットサイクルの表示である。Fokker-Planck 方程式が周期解を持つとき, 元の系はある程度の同期を伴った同期発火に対応することがわかる。そして, saddle-node on limit cycle 分岐に近いときの同期周期発火は周期が長く, 同期の程度が強い。これは, 系が元の saddle の近傍を滞在する時間が長いためである。一方, Hopf 分岐に近いときの同期周期発火は周期が短く同期の程度が弱い。

さらに, 図 1 の分岐図によると, このような同期周期解は double limit cycle 分岐や homoclinic 分岐によっても生成されることがわかる。

この canonical model で得られた分岐現象は, パルス波形の伝達により結合した active rotator 系 [1], [2] や pulse-coupling により結合した active rotator 系 [3] における分岐現象に類似している。これは, ここで扱っている canonical model で得られた結果が universal なものであることを示しているため, 好ましい結果であると言える。さらに, この canonical model で得られた結果は弱結合した class 1 ニューロン系で一般的に成り立つことにも注意しよう。

ノイズ D を固定したときの (g_{int}, g_{ext}) 平面における分岐図を図 3 に示す。(D, g_{int}, g_{ext}) の 3 次元空間での分岐図の 2 次元平面での切口が図 1, 3 ということになる。

さて, この系で見られる同期周期振動は (J_E, J_I) 平面のリミットサイクルの形状と平衡点 S_1 の位置で特徴づけられる。例えば, 図 2 (d) において J_E が最大値を取るとき, 興奮性素子が発火している確率が高くなるが, この J_E のピークが鋭くなると同期の程度が強くなる。一方, Hopf 分岐近傍に対応する図 2 (h) の場合, リミットサイクルが不安定化した平衡点 S_1 の周りで小さいため, S_1 自体が同期周期解を特徴づける。いま, S_1 は $J_E > J_I$ を満たすため, 図 2 (g) では興奮性集団の発火率は抑制性集団よりも高く, また, J_E の値自体が大きいため, 興奮性素子が 1 サイクルにほぼ 1 回発火するような高頻度な同期周期発火となる。

このように平衡点とその周りのリミットサイクルで同期周期解を解釈する際, 図 2 (c), (g) で見られた以外にどのような同期状態が存在しうるかは興味がある問題である。特に, 図 2 (d), (h) は $J_E > J_I$ なる平衡点の周りの同期解であったが, $J_E < J_I$ や $J_E \sim J_I$ なる平衡点の周りの同期解が存在し得るだろうか。

まず, $J_E < J_I$ なる場合であるが, 実は, 分岐図の $g_{ext} > g_{int}$ なる領域では安定平衡点 S_0 (または S_1) は $J_E < J_I$ を満たすようになるが, この解の周りに同期周期解は存在しなかった。これは, 高頻度で発火した抑制性素子が常に興奮性素子を抑制し続けることから自然なことであると思われる。

一方, $J_E \sim J_I$ なる平衡点の周りの同期周期解であるが, そのような同期解は文献 [2] に見られるように弱い同期周期発火を生ずることが知られている。ただし, この同期解は興奮性素子と抑制性素子の分岐パラメータが等しい場合 ($r_E = r_I$) には見られなかった。次章で $r_E \neq r_I$ の場合を考え, $J_E \sim J_I$ なる

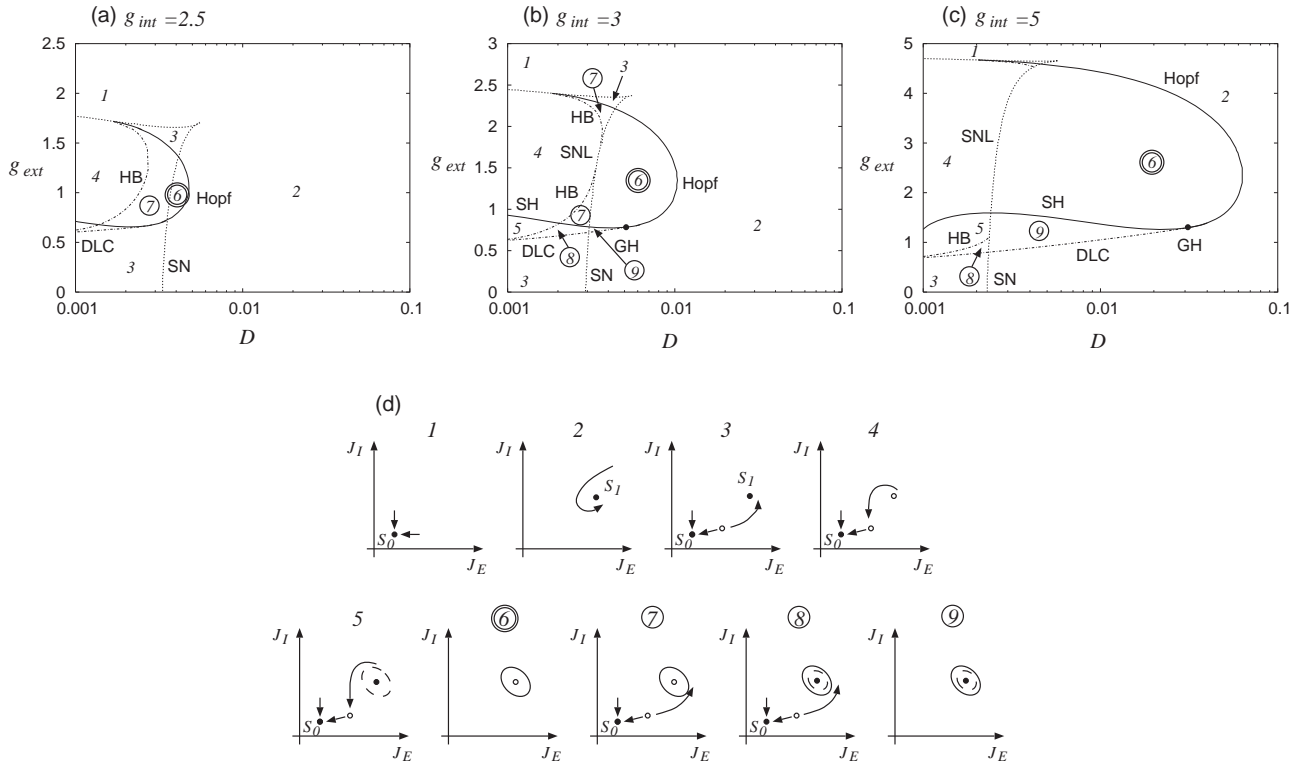


図 1 (a)~(c) (D, g_{ext}) 平面における分岐図. g_{ext} は $[0, g_{int}]$ の範囲で調べた. (d) (J_E, J_I) 平面に流れの模式図. 黒丸は安定平衡点を, 白丸は不安定平衡点を表す. 略号は以下を表す. SN, saddle-node; SNL, saddle-node on limit cycle; HB, homoclinic bifurcation; DLC, double limit cycle; GH, generalized Hopf; SH, subcritical Hopf.

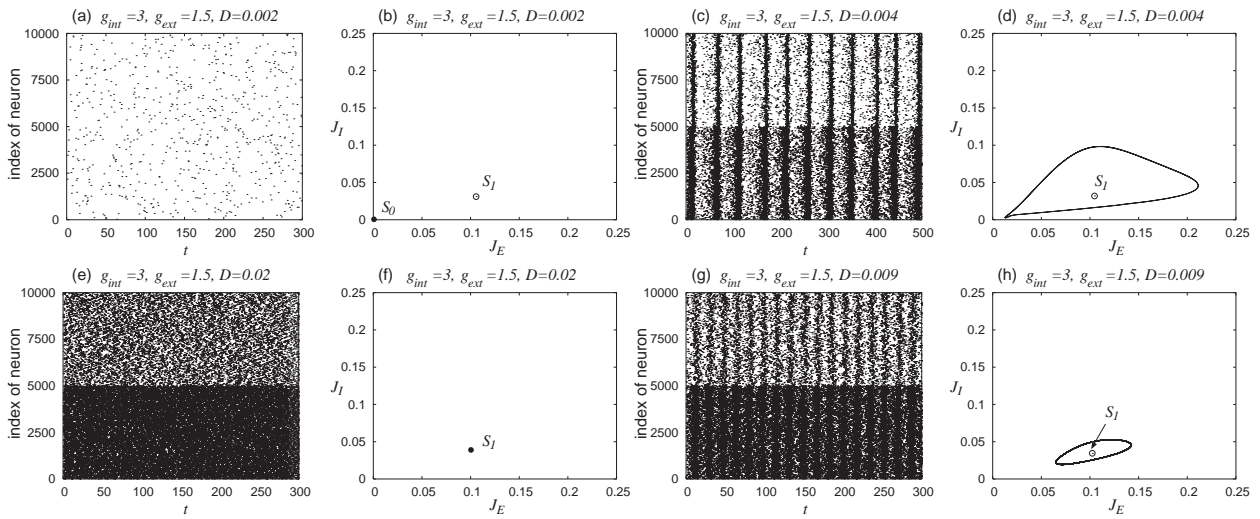


図 2 (a), (c), (e), (g) 素子数 $N_E = N_I = 5000$ の系のシミュレーション結果. 興奮性素子が $0 \leq i < 5000$ に, 抑制性素子が $5000 \leq i < 10000$ に並ぶように配置してある. (b), (d), (f), (g) 対応する (J_E, J_I) 平面上での軌道.

平衡点の周りの同期解を観測する.

5. 非対称系 ($r_E \neq r_I$) の解析

本章では, $r_E \neq r_I$ であるような非対称な系を取り扱う. 特に, $r_E = -0.025$, $r_I = -0.05$ に固定する. この系における分岐図は図 4 のようになる. 集団間相互作用 g_{ext} は $[0, 2.5g_{int}]$ の範囲で調べた. 対称系 ($r_E = r_I$) の場合は同期解は $[0, g_{int}]$

の範囲でしか存在し得なかったが, この場合は広い g_{ext} の範囲で同期解が観察されることに注意しよう.

さらに, この場合 Hopf 分岐は $J_E \sim J_I$ なる平衡点の周りで起こり, 同期が非常に弱くなる. その様子を示したのが図 5 である. 図 5 (a) は (J_E, J_I) 平面での流れを表し, 確かにリミットサイクルが $J_E \sim J_I \sim 0$ なる平衡点の周りに形成されることがわかる. 図 5 (b) はそれに対応する発火のラスタープ

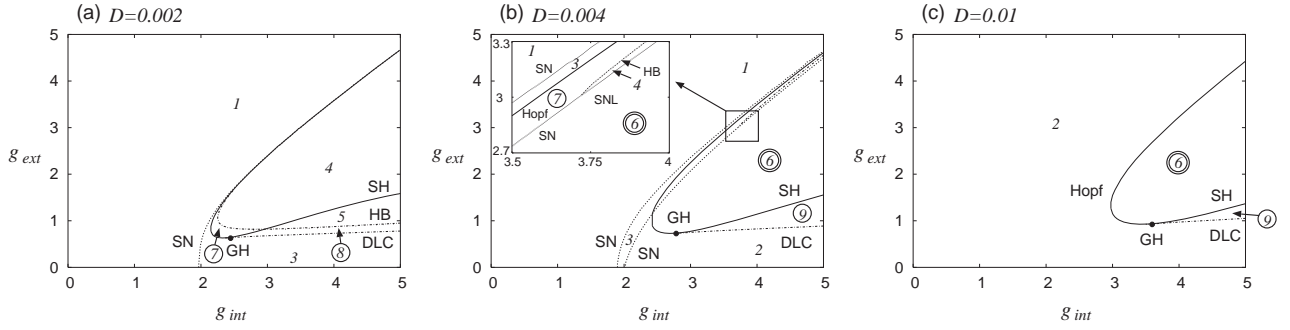


図3 (g_{int}, g_{ext}) 平面における分岐図.

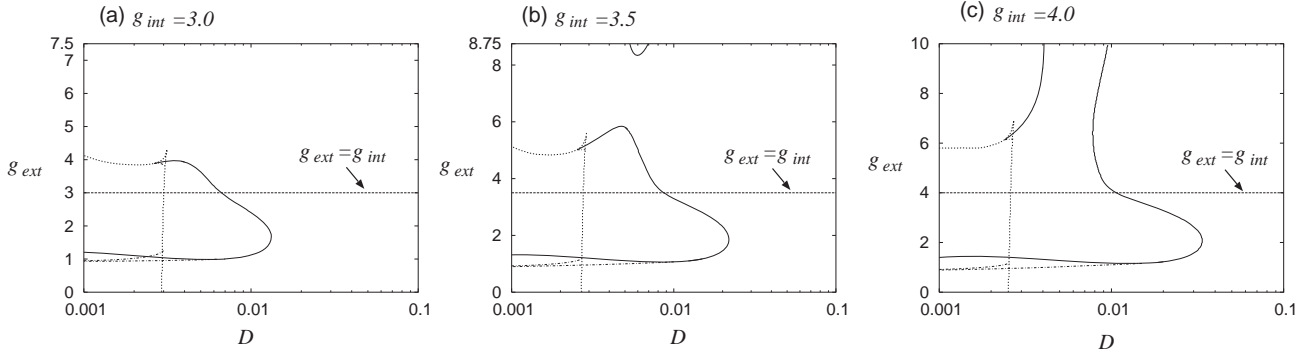


図4 $r_E = -0.025$, $r_I = -0.05$ なる系における (D, g_{ext}) 平面における分岐図. g_{ext} は $[0, 2.5g_{int}]$ の範囲で調べた.

ロットであり、下の拡大図を見ると分かるように、同期が非常に弱くなっていることがわかる。これは文献[2]で示したように、平均場入力素子の閾値以下で振動するためである。このような弱い同期振動は視覚野や海馬における生理学実験で報告されている同期振動[8]~[10]に類似していると考えられる。

このような弱い同期振動が起こるためには、興奮性素子と抑制性素子の活動度がバランスし (balanced-inhibition), Hopf 分岐が (J_E, J_I) 平面の原点付近で起こることが必要である。このようなバランス状態は各集団の分岐パラメータが $r_E = r_I$ や $r_E < r_I$ を満たすときは起こらず、 $r_E > r_I$ の時のみ観察された。すなわち、抑制性素子の方が興奮性素子よりも分岐点から遠い (運動が速い) ときにバランスが実現され弱い同期振動が起こる。これは、 $r_E > r_I$ のときは抑制性素子が速く発火して興奮性素子の活動を抑えるためであると考えられる。

6. Morris-Lecar 系との比較

本研究で取り扱ったモデルは class 1 ニューロンの結合系の canonical model であるため、その結果は任意の class 1 モデルに対して当てはまる。それを検証するためにここでは以下の無次元の Morris-Lecar モデル [11] を考えよう。

$$\dot{V} = I - g_L(V - V_L) - g_K w(V - V_K) \quad (29)$$

$$-g_{Ca} m_\infty(V)(V - V_{Ca}) + f_s(t) + \xi(t), \quad (30)$$

$$\dot{w} = \lambda(V)(w_\infty(V) - w), \quad (31)$$

$$m_\infty(V) = 0.5(1 + \tanh((V - V_1)/V_2)), \quad (32)$$

$$w_\infty(V) = 0.5(1 + \tanh((V - V_3)/V_4)), \quad (33)$$

$$\lambda(V) = \frac{1}{3} \cosh((V - V_3)/(2V_4)), \quad (34)$$

$$\langle \xi(t)\xi(t') \rangle = D\delta(t - t'), \quad (35)$$

このモデルは class 1 の Connor モデルや class 2 の Hodgkin-Huxley モデルを単純化したもので、パラメータによって class 1 と class 2 のいずれの振舞いも再現することができる。ここでは class 1 の振舞いをするためのパラメータ $g_L = 0.5$, $g_K = 2$, $g_{Ca} = 1.33$, $V_L = -0.5$, $V_K = -0.7$, $V_{Ca} = 1$, $V_1 = -0.01$, $V_2 = 0.15$, $V_3 = 0.1$, $V_4 = 0.145$ を用いる。I は外部入力であり、分岐パラメータとみなすことができる。上記のパラメータでは $I = I_0 \sim 0.0691$ で saddle-node on limit cycle 分岐が起こり、 $I > I_0$ で安定な limit cycle が存在する。ここでは $I < I_0$ の excitable な領域を考慮する。

$f_s(t)$ はシナプスによる入力であるが、簡単のため、ここでは以下のような α 関数の重ね合わせを選ぼう。

$$f_s(t) = \frac{g}{N} \sum_{i=1}^N \sum_k \frac{t - t_k^{(i)}}{\tau^2} \exp\left(-\frac{t - t_k^{(i)}}{\tau}\right), \quad (36)$$

ただし、 N 個の入力が加わっていると、 $t_k^{(i)}$ は i 番目の素子の k 番目の発火時刻であり、 w が 0.25 を超える時刻と定義する。時定数は $\tau = 2$ とする。

この Morris-Lecar モデルの興奮性素子集団と抑制性素子集団の結合系を考え、canonical model と同様に集団間結合強度 g_{ext} および集団内結合強度 g_{int} で結合させた系の振舞いを調べる。

ここで、canonical model の振舞いが Morris-Lecar モデルで

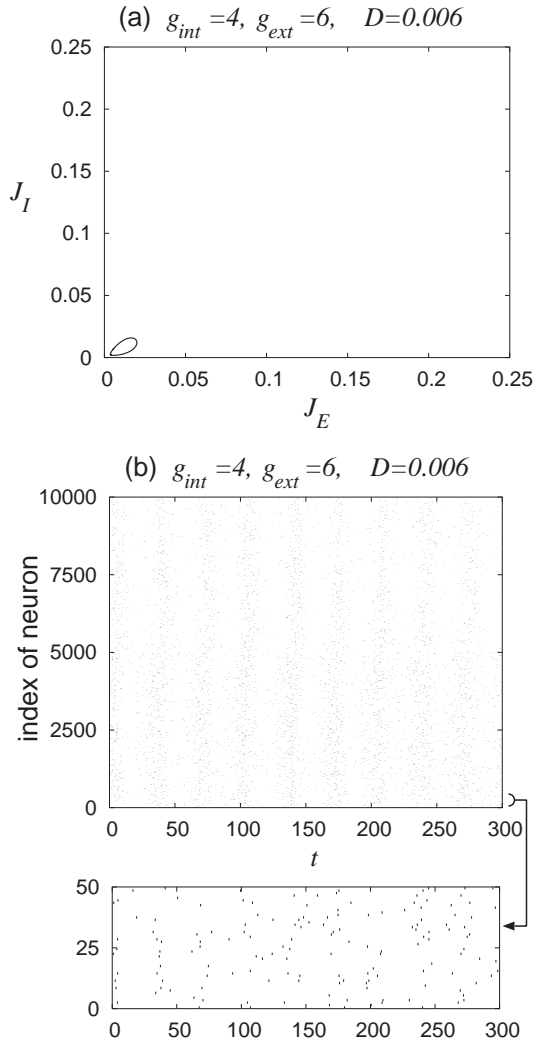


図5 canonical model における弱い同期周期発火. (a) (J_E, J_I) 平面での流れ. (b) 発火時刻のラスタープロット. 50 素子の発火時刻を下に拡大してある.

も見られることの一例として、前章で紹介した「弱い同期振動」を観察したのが図6である. canonical model と同様に、分岐パラメータを非対称にすることで弱い同期周期発火を確認できた.

7. まとめ

Hoppensteadt と Izhikevich による weakly connected neural network [4] の枠組みを用いて class 1 ニューラルネットワークの canonical model (normal form) の振舞いを数値的に解析した. そして、同期周期解が発生するメカニズムを分岐理論に基づいて明らかにした. このモデルは通常の同期解だけでなく、文献 [2] で見られたような弱い同期周期解も見せることがわかった. さらに、canonical model の universality を確かめる意味で、class 1 ニューロンである Morris-Lecar モデルの結合系のシミュレーションを行い、canonical model と同様な弱い同期周期振動を観察した.

これらの結果は、脳内の神経細胞の発火メカニズムが class 1 ニューロンと同等であり、それらが分岐点に近い条件で弱結合

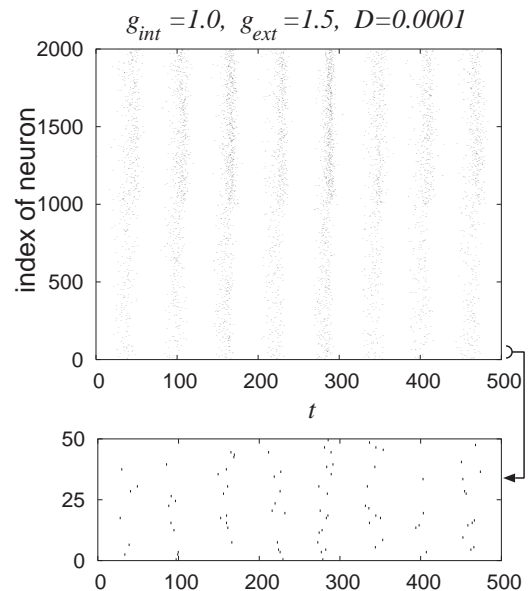


図6 Morris-Lecar モデルにおける弱い同期周期発火. $N_E = N_I = 1000$ の系の発火時刻のラスタープロット. 50 素子の発火時刻を下に拡大してある. 各集団のパラメータは $I_E = 0.068$, $I_I = 0.067$ のように非対称にした.

していれば同様に観察されることが期待される.

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] Takashi Kanamaru and Masatoshi Sekine, “Analysis of globally connected active rotators with excitatory and inhibitory connections using the Fokker-Planck equation,” *Phys. Rev. E*, 67, 031916, 2003.
- [2] Takashi Kanamaru and Masatoshi Sekine, “An analysis of globally connected active rotators with excitatory and inhibitory connections having different time constants using the nonlinear Fokker-Planck equations,” *IEEE Trans. on Neural Networks*, July 2004, in press. 以下で入手可能. <http://www.sekine-lab.ei.tuat.ac.jp/~kanamaru/>
- [3] Takashi Kanamaru and Masatoshi Sekine, “Synchronized firings in the networks of class 1 excitable neurons with excitatory and inhibitory connections, and their dependences on the forms of interactions,” in submitting, 2004.
- [4] F.C. Hoppensteadt and E.M. Izhikevich, *Weakly Connected Neural Networks*, Springer, New York, 1997.
- [5] C.W. Gardiner, *Handbook of Stochastic Methods*, Springer-Verlag, Berlin, 1985.
- [6] W. Gerstner and W. Kistler, *Spiking Neuron Models*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2002.
- [7] Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*, Springer, Berlin, 1984.
- [8] 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.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] B. Ermentrout, “Type I membranes, phase resetting curves, and synchrony,” *Neural Comput.*, vol.8, pp.979–1001, 1996.