

興奮性/抑制性結合を含む全結合 active rotator 系における 振動・同期・カオス

Oscillation, synchronization, and chaos in the globally coupled active rotators with excitatory and inhibitory connections

金丸隆志 (PY), 関根優年

Takashi KANAMARU (PY), Masatoshi SEKINE

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

東京農工大学 工学部 電気電子工学科

Dept. of Electrical and Electronic Engineering, Fac. of Tech., Tokyo Univ. of Agric. and Tech.

Abstract

The globally coupled active rotators with excitatory and inhibitory connections are considered. The connections in the system imitate the synaptic couplings of the neural system, thus we regard the system as a pulse neural network. The nonlinear Fokker-Planck equations of our system are analyzed numerically, and periodically varying solutions are observed in some range of parameters. Moreover, chaotic solutions are also observed. In the range of parameters with time-varying solutions, the pulse train of each element is also examined.

1 はじめに

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 [1] があり、ここでは結合がランダムかつスパースな leaky integrate and fire モデルの系を「1 素子 + 入力」と簡単化して取り扱っている。

また、文献 [2] 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 Fokker-Planck 方程式を立てることができるというメリットがある。

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 モデルを考える。

$$\dot{\theta}_E^{(i)} = 1 - a \sin \theta_E^{(i)} + \frac{g_{EE}}{N_E} \sum_{j=1}^{N_E} (-\sin \theta_E^{(j)} + 1/a)$$

$$-\frac{g_{EI}}{N_I} \sum_{j=1}^{N_I} (-\sin \theta_I^{(j)} + 1/a) + \xi_E^{(i)}(t), \quad (1)$$

$$\dot{\theta}_I^{(i)} = 1 - a \sin \theta_I^{(i)} + \frac{g_{IE}}{N_E} \sum_{j=1}^{N_E} (-\sin \theta_E^{(j)} + 1/a)$$

$$-\frac{g_{II}}{N_I} \sum_{j=1}^{N_I} (-\sin \theta_I^{(j)} + 1/a) + \xi_I^{(i)}(t), \quad (2)$$

$$\langle \xi_E^{(i)}(t) \xi_E^{(j)}(t') \rangle = D \delta_{ij} \delta(t - t'), \quad (3)$$

$$\langle \xi_I^{(i)}(t) \xi_I^{(j)}(t') \rangle = D \delta_{ij} \delta(t - t'), \quad (4)$$

$$\langle \xi_E^{(i)}(t) \xi_I^{(j)}(t') \rangle = 0. \quad (5)$$

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。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。なお、 D はノイズ強度である。

時刻 t , 位相 θ_E, θ_I における素子数密度 $n_E(\theta_E, t) \equiv (1/N_E) \sum \delta(\theta_E^{(i)} - \theta_E)$ および $n_I(\theta_I, t) \equiv (1/N_I) \sum \delta(\theta_I^{(i)} - \theta_I)$ を用いると (1), (2) 式は以下のように書き直せる。

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

キーワード: パルスニューラルネットワーク, active rotator, Fokker-Planck 方程式, 振動, 同期, カオス

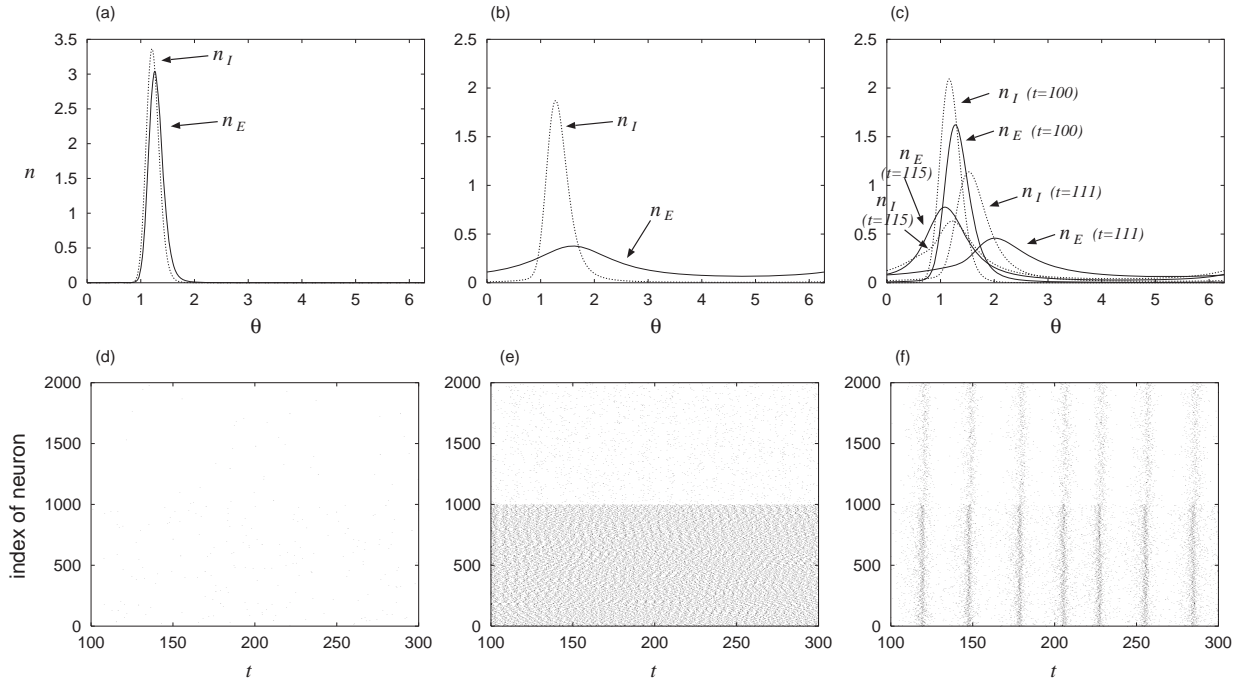


図 1: (a) $D = 0.01$, $g_{ext} = 0.2$, (b) $D = 0.02$, $g_{ext} = 0.1$, (c) $D = 0.03$, $g_{ext} = 0.6$ における分布 n_E , n_I の数値解。また, (d), (e), (f) はそれぞれ対応する full system の全素子の発火時刻のプロットである。なお, full system は $N_E = N_I = 1000$ とし, グラフは $0 \leq i < 1000$ が興奮性素子, $1000 \leq i < 2000$ が抑制性素子となるようにプロットしてある。

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

いま, $N_E, N_I \rightarrow \infty$ の極限をとると, $n_E(\theta_E, t)$, $n_I(\theta_I, t)$ は以下の self-consistent な連立非線形 Fokker-Planck 方程式 [3] に従う。

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

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

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

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

(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得られる「1 素子モデル」で調べることができる。

パラメータ数を減らすため, 以下では $g_{EE} = g_{II} \equiv g_{int}$, $g_{IE} = g_{EI} \equiv g_{ext}$ とする。

3 分岐解析

以下では, $a = 1.05$, $g_{int} = 1.0$ に固定する。 $a = 1.05$ は分岐点 $a = 1.0$ に近いパラメータとなっている。

このとき, 系の典型的な振舞いを図 1 に示した。 図 1 (a), (b), (c) はそれぞれ (a) $D = 0.01$, $g_{ext} = 0.2$, (b) $D = 0.02$, $g_{ext} = 0.1$, (c) $D = 0.03$, $g_{ext} = 0.6$ における分布 n_E , n_I の数値解を示している。 初期状態は一様分布とした。 また, (d), (e), (f) はそれぞれ対応する full system の全素子の発火時刻のプロットである。 ただし, 素子 i の発火時刻は $-\sin(\theta^{(i)}(t)) + 1/a$ が 1.5 を超えた時刻と定める。 なお, full 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。

おもな特徴を列挙すると,

- (a), (d): 全素子がランダム発火をし、定常分布が安定である.
- (b), (e): 興奮性素子が周期発火をし、抑制性素子がランダム発火をするが、周期発火の素子間同期は存在しないため、定常分布が安定である.
- (c), (f): 分布が周期的に変動することに伴い、素子の発火パターンに同期が見られる.

となる.

ここで、 $g_{ext} - D$ 平面における分岐図を描いたのが図 2 である. 図中の白丸は、(8), (9) 式の数値解の振舞いを調

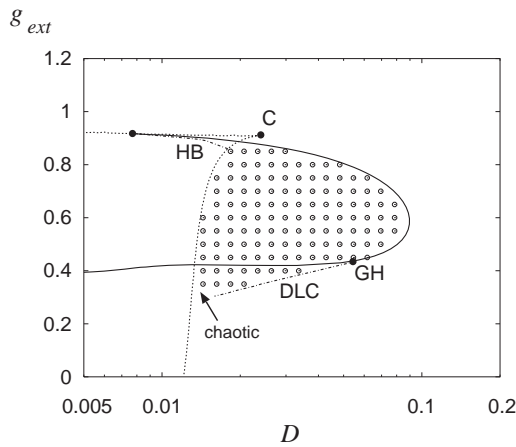


図 2: $g_{ext} - D$ 平面の分岐図. 実線: Hopf, 破線: saddle-node. C: cusp, HB: homoclinic bifurcation, GH: generalized Hopf, DLC: double limit cycle.

べ、時間的に変動する解に収束したパラメータをプロットしたものである. また、実線および点線は (8), (9) 式を平衡点の周りで数値的に解析することで得られる Hopf 分岐線と saddle-node 分岐線である. 他にも、平衡点周りの解析では得られない分岐として homoclinic 分岐 や double limit cycle 分岐が起こっている. これらの分岐構造の詳細は講演にて述べる.

このように、興奮性/抑制性素子集団からなる結合系において、ノイズ強度 D および集団間結合強度 g_{ext} を適当に選ぶことにより、分布が周期的な挙動を示すことがわかる. 分布の時間的な変動は、素子レベルで見ると図 1 (f) のように素子間に同期があることを意味する.

このような振動現象は、従来のシグモイドニューロンの興奮性および抑制性素子の 2 素子結合系でも見られる. シグモイドニューロンの出力を神経細胞集団の空間的な発火頻度と解釈すると、我々のモデルとの対応がつけられる. すなわち、パルスニューラルネットワークから、頻度表現

されたニューラルネットワークの振動現象が導かれたことになる.

しかし、我々の興味の対象は頻度表現されたネットワークでは表現され得ない系の挙動であるから、以後、CV 値や素子間の同期などに着目してネットワークのダイナミクスの解析を進める.

4 カオス解析

図 2 において DLC 分岐線付近 ($D \sim 0.017$, $g_{ext} \sim 0.32$) ではより複雑な分岐が起こっている. 本章ではその解析を行う.

今、 $\theta_E = \theta_I = 3/2\pi$ における確率流 J_E, J_I を観察する. $D = 0.017$, $g_{ext} = 0.32$ における (J_E, J_I) 平面上での解の軌道を図 3 (a) に示した. 図 1 (c), (f) のような周期

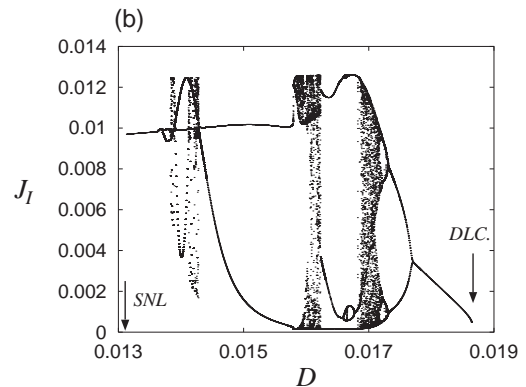
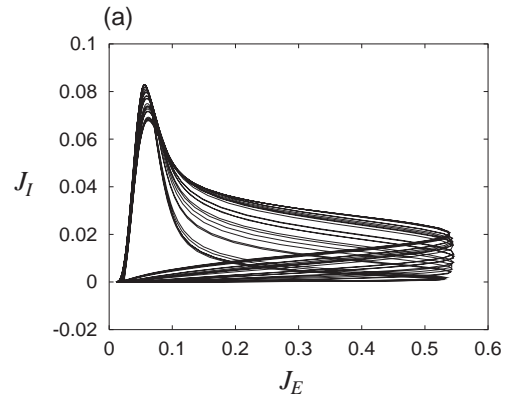


図 3: (a) $D = 0.017$, $g_{ext} = 0.32$ での (J_E, J_I) 平面における軌道. (b) $J_E = 0.3$ を正の方向に横切る J_I を D の関数として描いた分岐図.

解は (J_E, J_I) 平面上ではリミットサイクルとして現れるが、図 3 (a) の軌道はカオス的に変動しているのがわかる.

ここで、 $J_E = 0.3$ を正の方向に横切る際の J_I の値をノイズ強度 D の関数としてプロットしたのが図 3 (b) である. D の範囲は、系が時間的に変動する解をもつときのみ調べた. すなわち、 $D \sim 0.013$ における saddle-node on

limit cycle から、 $D \sim 0.0185$ 付近における double limit cycle 分岐までである。周期倍分岐などを経て、系の振舞いがカオスになる様子がわかる。また、カオスが起っていない領域においても 2 倍周期、3 倍周期の振動が存在していることに注意。

5 パルス解析

本章では 1 素子モデル (6), (7), (8), (9) 式の振舞いを調べる。通常、神経系の実験で観測されるデータは 1 素子、あるいは局所的な素子集団の振舞いであり、大規模な素子集団の確率分布を調べることは難しい。それゆえ、我々のモデルの振舞いを実験データと関連づけるためには、1 素子モデルの解析が必要であると考えられる。

なお、本章では Fokker-Planck 方程式が時間的に変動する解を持つ領域のみを調べる。分布の時間的な変動は素子間の同期の存在を意味するが、このような同期の存在が情報処理的に重要であると我々は考えているからである。

観測量は平均 ISI T_E , T_I , CV 値 CV_E , CV_I , パルス相関 C_{EE} , C_{II} とする。なお、添字 E , I はそれぞれ興奮性素子集団、抑制性素子集団の平均を意味する。

ここでは典型的な場合として $g_{ext} = 0.6$ における各観測量のノイズ強度 D 依存性を調べる。図 2 でも見られるように、 $g_{ext} = 0.6$ に固定して D を大きくすると saddle-node on limit cycle で周期解が現れ、Hopf 分岐で周期解が消滅する。その範囲で各観測量を調べたのが図 4 である。

このとき、興奮性素子の振舞いの特徴をまとめると、「saddle-node on limit cycle 分岐付近では、 T は大きく CV 値も高いが、素子間相関も高い」、「Hopf 分岐付近では T は小さく、CV 値、 C もともに低い」となるだろう。CV 値と素子間相関 C がともに高い領域が存在するのが生理実験で報告されているデータと比較する上で重要と思われる。

また抑制性素子は「 T が興奮性素子よりも大きい」、「CV 値が興奮性素子よりも大きい」「 C が興奮性素子よりも小さい」という傾向がある。これは、図 1 (f) にみられるように抑制性素子は「発火頻度が低く」、「各素子に発火しない周期が存在する」ことが影響している。

なお、本章では触れなかったが、前章のようにカオスが生じている領域でパルス解析を行うと、カオス性とノイズによるランダム性が共存するダイナミクスが観測される。このような時系列のカオス性の判定は難しく、normalized prediction error (NPE) を用いた決定性の判定 [4] が必要であろう。

6 まとめ

全結合 active rotator 系を連立非線形 Fokker-Planck 方程式を用いて調べ、特に、時間的に変動する解をもつパ

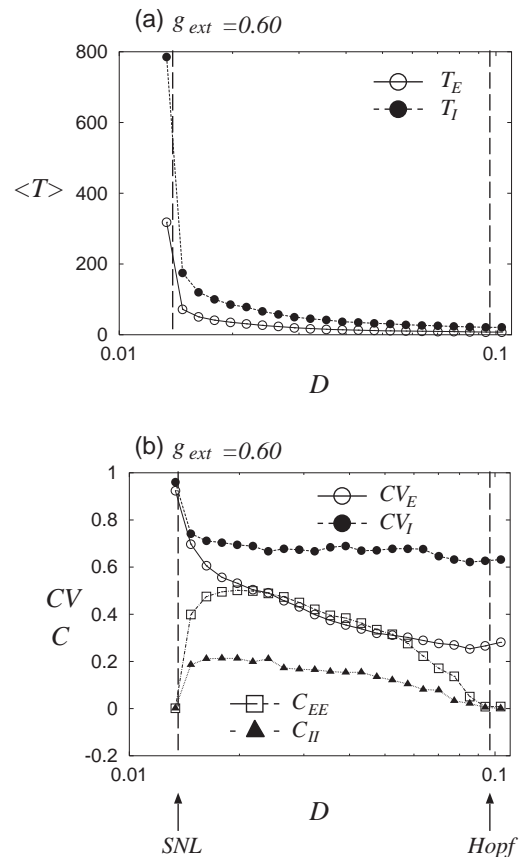


図 4: $g_{ext} = 0.60$ における (a) T , (b) CV, C の D 依存性。

ラメータ領域について解析した。

実際の脳の単一細胞の発火系列からは、高い CV 値をもつパルス列が観測されているが、本モデルの解析を考慮すると、高い CV 値は、系が完全にランダムに振動していることを必ずしも意味せず、素子間の相関をみると同期が存在することもあり得ることを示唆している。

参考文献

- [1] N. Brunel, J. Comput. Neurosci. **8**, 183 (2000).
- [2] H. Câteau and T. Fukai, Neural Networks **14**, 675 (2001).
- [3] Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence* (Springer, Berlin, 1984).
- [4] Y. Shinohara, T. Kanamaru, H. Suzuki, T. Horita, and K. Aihara, Phys. Rev. E **65**, 051906 (2002).