

博士学位論文

スパイキングニューラルシステムにおける
信号応答性に関する研究

2013年9月

兵庫県立大学大学院 応用情報科学研究科

応用情報科学専攻

信川 創

要約

脳・神経系において情報処理を行う素子であるニューロンは、その本体である細胞体と入力を受ける樹状突起、出力を行う軸索を持っている。ニューロン同士の信号伝達は、ニューロンの膜電位の急峻な上昇である発火により、ニューロン間に存在するシナプスを介して行われる。これまで、脳・神経系における情報の伝達は発火頻度によって担われるとされてきた。しかし、計測技術の進歩により、現在では数 [ms] の精度で発火時刻の計測が可能となり、発火頻度ではなく、発火のタイミングによって情報が伝達されることが明らかになってきた。それに伴って、膜電位の活動を再現することで発火のタイミングを記述できるスパイクニューロンモデルを用いた情報伝達の研究が盛んに行われている。

ところで、信号応答や情報の伝達がノイズの存在下で増強される現象として確率共鳴 (stochastic resonance: SR) が知られている。更に、この SR 的現象については、ノイズ源として確率的な (白色) ノイズに限られるわけではなく、決定論的カオスもゆらぎ源としてその役を担うことがわかっている。これは、システムにノイズを付加するという立場ではなく、非線形システムが持つ動的な揺らぎに着目するものである。これまでに Anishchenko らをはじめとして、ノイズフリーなカオスシステムで微弱信号に対する応答性の増強が起こること (以降、カオス共鳴 (chaotic resonance: CR)) が簡単なシステムに対して示されている。この SR や CR の脳・神経系における研究は、これまで主に平均発火率に基づくモデルを用いて行われており、発火タイミングを記述できるスパイクニューロンモデルを用いた検討は十分になされていない。そこで本研究では、スパイクニューラルシステムにおける SR と CR の信号応答性について、数値シミュレーションを用いた詳細な解析により、その特性を明らかにした。以下、各章の概要について述べる。

第2章では、まず SR の概念を説明する為に、双安定なポテンシャルを持つシステムを対象に SR のノイズ依存性、信号強度依存性、信号周波数依存性について評価を行った。これにより、微弱な入力信号に対して、適切なノイズ強度の下で信号応答性が増強し、その応答性は周波数依存性を持つ SR の基本的な特性を有することが明らかになった。次に、CR の概念を説明する為に、cubic 離散写像システムという2対のカオスアトラクタを持つシステムにおいて、システムのオーダパラメータ、信号強度、信号周波数に対する信号応答性の評価を行った。その結果、カオスアトラクタが併合するオーダパラメータ付近で微弱な入力信号に応じてアトラクタ間の往来が生じ、その度合は信号周波数に依存するという CR の基本特性を示すことが明らかになった。

第3章では、小脳学習において運動誤差情報の伝達を担う下オリーブ (inferior olive (IO)) ニューロンのモデルである Velarde-Llinás IO ニューロンモデルに着目し、単体の IO ニューロンと IO ニューロンの結合系を対象に、入力信号とそれに対する発火頻度のサイクルヒストグラムとの相互相関、及び相互情報量により、CR と SR の信号応答性を評価した。更に、信号応答時において、IO ニューロンの生理学的特性である、低発火頻度、閾値下振動状態及び非同期発火状態が保持されているかについても評価を行った。その結果、CR 信号応答性はこれらの生理学的特性を満たし、高い信号応答性能を保持することが確認された。一方、SR の信号応答性においては、これらの特性を満たすパラメータ領域は著しく限定され、CR の場合のような高い信号応答領域とこれらの特性との整合性は見られなかった。このことは、実際の IO 核においては、確率的ノイズではなく、カオスによって信号応答性の向上が担われている、すなわち CR が機能している可能性が確認された。

第4章では、実験的に確認されている主要な発火パターンを再現でき、そのスパイクパターンの多様性が高いモデルとして注目されている Izhikevich ニューロンモデルを取り上げ、その CR 信号応答性について評価を行った。まず、Izhikevich ニューロンモデルのような発火後のリセット動作により、システム状態の跳躍が生じるシステムにおいても、カオス性の評価が可能なポアンカレ断面 (PS) 上のリアプノフ指数 (PS-リアプノフ指数) を導入した。この PS-リアプノフ指数の評価によって、Izhikevich ニューロンモデルは強カオス状態と弱カオス状態の2つの性質の異なるカオス状態を持つことが明らかになった。次に、Izhikevich ニューロンモデルにおける信号応答性をサイクルヒストグラムと入力信号間における相互相関量及び相互情報量を用い評価した。これによって、強カオス状態と弱カオス状態において、微弱な信号に対する高い信号応答、すなわち CR 信号応答性を確認した。更に、弱カオス状態は強カオス状態と比較して微弱な信号に対する感度が高く、即応的であることが明らかになった。

第5章では、シナプス前後の Pre ニューロンと Post ニューロンの発火タイミングに依存したシナプス可塑性 (spike-timing dependent plasticity (STDP)) を持つ、ノイズの存在下における Izhikevich ニューロンシステムの同期発火伝搬について評価を行った。その結果、適度なノイズ強度の下でシナプス結合強度が増強され、階層型ニューラルネットワークにおいて同期発火が安定して伝搬することを、regular spiking (RS), intrinsically bursting (IB), chattering (CH) という発火パターンの異なるそれぞれのシステムにおいて確認した。また、IB や CH といったバースト発火を起こすニューロンにおいては、シナプ

ス結合強度の成長速度が速く、それによって同期発火の安定した伝搬が生じるレベルに短い学習時間で達することが明らかになった。

以上の取り組みによって、発火頻度に基づくニューラルシステムではなく、実際の脳・神経系のような発火タイミングによって情報伝達が担われるスパイクングニューラルシステムにおいて SR と CR の特性とメカニズムが明らかとなった。これにより、実際の脳・神経系においても、カオスやノイズといったゆらぎによって、情報伝達が促進される可能性が示唆された。本研究において示された以上の結果が、脳・神経系での情報処理特性の理解への一助となることが期待される。また近年、生体の持つ柔軟で頑健な情報処理のメカニズムに注目が集まっており、本研究において示されたスパイクングニューラルシステムにおける SR や CR の優れた情報伝達特性が、将来その工学的応用につながってゆくことが期待される。

目次

第1章 序論	1
第2章 確率共鳴とカオス共鳴	4
2.1 確率共鳴	4
2.1.1 双安定なポテンシャルを持つシステム	4
2.1.2 システム応答のノイズ依存性	7
2.1.3 システム応答の信号強度依存性	9
2.1.4 システム応答の信号周波数依存性	12
2.2 カオス共鳴	15
2.2.1 カオス共鳴現象	15
2.2.2 cubic 離散写像システム	15
2.2.3 システム応答のオーダーパラメータ a 依存性	17
2.2.4 システム応答の信号強度依存性	19
2.2.5 システム応答の信号周波数依存性	19
2.3 まとめ	21
第3章 下オリーブニューロンにおける信号応答性能	22
3.1 はじめに	22
3.2 モデル	24
3.2.1 1ニューロン系	24
3.2.2 ニューロン結合系	27
3.3 評価方法	28
3.3.1 評価尺度	28
3.3.2 パラメータ設定	30
3.4 1ニューロン系での結果と評価	32
3.4.1 カオス共鳴の信号応答性能	32
3.4.2 確率共鳴の信号応答性能	39
3.5 ニューロン結合系での結果と評価	44
3.5.1 カオス共鳴の信号応答性能	44

3.5.2	確率共鳴の信号応答性能	50
3.6	まとめ	54
第4章	スパイクングニューロン系におけるカオス共鳴的信号応答性能	55
4.1	はじめに	55
4.2	モデルと評価手法	55
4.2.1	Izhikevich ニューロンモデル	55
4.2.2	評価手法	57
4.3	結果と評価	58
4.3.1	Izhikevich ニューロンモデルにおけるカオス挙動の特性	58
4.3.2	カオス共鳴の信号応答性能	64
4.4	まとめ	71
第5章	発火タイミング依存シナプス可塑性を有するスパイクングニューロン系に おける信号応答性能	72
5.1	はじめに	72
5.2	発火タイミング依存シナプス可塑性	72
5.3	モデルと手法	73
5.3.1	Izhikevich ニューロンモデルの発火パターン	73
5.3.2	STDP スキーム	74
5.4	結果と評価	77
5.4.1	STDP とノイズの効果	77
5.4.2	同期発火の伝搬	79
5.5	まとめ	86
第6章	まとめと今後の課題	87
	謝辞	90
	参考文献	91
付録	本研究で用いたプログラムソース例	i
A	第3章での最大リアプノフ指数 λ_1 を算出するプログラムソース	i

B	第4章でのポアンカレ断面上におけるリアプノフ指数を算出するプログラムソース	viii
C	第5章での STDP 則に従って学習を進行させ、同期発火伝搬の評価を行うプログラムソース	xi

第1章 序論

微弱な信号に対する非線形システムの応答性がノイズの存在下で増強される現象として、確率共鳴 (Stochastic Resonance: SR) が知られている [1-3]. SR の概念は現在では閾値特性 (barrier or threshold), ノイズ源, 弱入力信号の3つの構成要素が整えば, 多様なシステムにおいて広範に観測されるものと理解されている. SR は地球に見られる氷河期と間氷期の繰り返し (ミランコビッチサイクル) を説明するメカニズムとして 1982 年に Benzi によって提唱された [4] が, 現在では化学反応をはじめ, 生体反応や脳活動といった生命現象におけるメカニズムとして広く受け入れられている [5]. 生体反応の例としては, チョウザメがプランクトンの場所を検知する際に SR を利用している例や, ザリガニが捕食者の作るかすかな水の動きを SR を利用して検知している例が挙げられる [5]. また, 脳活動の例としては, 周期パルス光刺激に対する脳波の引き込みを利用した実験で SR が確認されている [6]. さらに, この SR 的現象については, ノイズ源として確率的な (白色) ノイズに限られるわけではなく, 決定論的カオスもゆらぎ源としてその役を担うることがわかっている. これは, システムにノイズを付加するという立場ではなく, 非線形システムが有し得る固有の動的なゆらぎに着目するものである. これまでに Anishchenko らをはじめとして, ノイズ・フリーなカオスシステムで微弱信号に対する応答性の増強が起こること (以降, カオス共鳴 (Chaotic Resonance: CR) と呼ぶ.) が簡単なシステムに対して示されている [7-14].

脳・神経系において情報処理を行う素子であるニューロンは, その本体である細胞体と入力を受ける樹状突起, 出力を行う軸索を持っている. ニューロン同士の信号伝達は, ニューロンの膜電位の急峻な上昇である発火により, ニューロン間に存在するシナプスを介して行われる. このニューロン系におけるカオスの存在は, イオンチャンネル, イソアワモチやヤリイカの巨大神経, ラットの自己刺激時の海馬錐体細胞の活動, ウサギの嗅球脳波, ヒトの様々な状態での脳波など, 神経系から取り出された神経細胞の電氣的応答から神経回路網の集合である脳全体の活動まで, これまでにいくつかの階層レベルで確認されている [15]. ニューロンはこのようにカオス性を持っており, ニューロン系におけるその機能性の検討が望まれるところである. このような中で, ニューロン系におけるカオス共鳴現象が研究されるようになり, SR よりも信号検知の感度が高いとするモデルシミュレーション結果や [16,17], 小脳の学習においてカオスが働いている可能性が報告されており [18], CR を実際のニューロン系における機能性と結びつけた検討がなされ始め

ている。

ところで、これまで、脳・神経系においては、情報の伝達は発火頻度によって担われるとされてきたが、発火計測技術の進歩により、現在では数 [ms] の精度で発火時刻の計測が可能となり、発火頻度ではなく、発火のタイミングによって情報が伝達されることが明らかになってきた [19]。それに伴って、膜電位の活動を再現することで発火のタイミングを記述できるスパイクニューロンモデルを用いた情報伝達に関する研究が行われるようになった。このスパイクニューロンモデルの1つである Hodgkin-Huxley (HH) モデルは、細胞膜のキャパシタンスやイオンチャンネルのレジスタンス特性を記述することで、ニューロダイナミクスを再現する最も重要なモデルとして知られている。しかし、その方程式系の複雑さからこれまでに、Integrate-and-fire ニューロンモデルや FitzHugh-Nagumo ニューロンモデルのように、細胞膜のキャパシタンスやイオンチャンネルのレジスタンス特性ではなく細胞膜の振舞い(発火活動)に着目した HH モデルよりも単純なモデルが提案されている。そのようなモデルの中で、我々はこれまでに、小脳学習において運動誤差情報の伝達を担う下オリーブ (Inferior Olive(IO)) ニューロンのモデルである Velarde-Llinás IO ニューロンモデル [20,21] と、実験的に観測されている主要な膜電位の振舞いを再現できる Izhikevich ニューロンモデル [22,23] を用いて信号伝達に関する研究を進めてきた [24–34]。

ここで、本研究で着目する脳・神経系における情報伝達機能について簡単に説明しておく。1つ目は、小脳の運動学習において誤差情報の伝達を担う IO 核である。Marr と Albus は小脳の学習の仕組みを説明するため、パーセプトロンの3層構造を苔状線維、平行線維、プルキンエ細胞の神経回路に当てはめた小脳パーセプトロン仮説を提唱した [35,36]。苔状線維 \approx 平行線維 \approx プルキンエ細胞の経路を通過して、小脳から出力される信号が不適切である場合、登上線維元の下オリーブ核細胞から発火タイミングによって記述された誤差信号がプルキンエ細胞に入力される [37]。そして、この誤差信号に基づいてプルキンエ細胞に繋がる平行線維の結合加重が調整されることで学習が行われるというものである。この仮説は、伊藤らによる長期抑圧と呼ばれる結合荷重を調整するメカニズムの発見により、実験的に確認されている [38]。2つ目は、記憶や学習といった脳の柔軟な情報処理を支える重要な性質であるシナプス可塑性である。このシナプス可塑性として、シナプス前後の Pre ニューロンと Post ニューロンが存在する状況下で、Pre ニューロンの発火が Post ニューロンの発火を誘導した場合にシナプスの結合加重が増強されるヘップ則がこれまで知られていた。しかし現在では、シナプス可塑性は、Pre ニューロンと Post

ニューロンの発火時間間隔に依存する，すなわち，発火タイミング依存シナプス可塑性 (Spike-Timing Dependent Plasticity (STDP)) であることが明らかとなっている [39–41].

このように，脳・神経系における情報伝達は発火のタイミングによって実現されることが分かってきた．しかし，これまで，SR や CR の神経系における研究は，主に平均発火率に基づくモデルを用いて行われており，発火タイミングを記述できるスパイクニューロンモデルを用いた検討は十分になされていない．そこで本研究では，スパイクニューラルシステムにおける SR と CR の信号伝達性について，数値シミュレーションを用いた詳細な解析により，その特性を明らかにする．

以下，第 2 章では，まず SR の概念を説明する為に，双安定なポテンシャルを持つシステムを対象に SR の基本特性について評価について述べる．次に，CR の概念を説明する為に，cubic 離散写像システムという 2 対のカオスアトラクターを持つシステムにおいて，CR の基本特性について述べる [13, 14]. 第 3 章では，Velarde-Llinás IO ニューロンモデルに着目し，単体の IO ニューロンと IO ニューロンの結合系を対象に，CR と SR の信号応答性について検討する [24–29]. 第 4 章では，実験的に確認されている主要な発火パターンを再現でき，そのスパイクパターンの多様性が高いモデルとして注目されている Izhikevich ニューロンモデルを取り上げ，その CR 信号応答性について検討を行う [30–32]. 第 5 章では，STDP を保持した，ノイズの存在下における Izhikevich ニューロンシステムでの SR 的な信号伝搬性について検討する [33, 34]. 最後に第 6 章で，本研究の結論及び今後の課題について述べる．

第2章 確率共鳴とカオス共鳴

本章ではまず2.1節で、これまでに知られている確率共鳴 (Stochastic Resonance: SR) の基本的特性及び評価方法について具体的に解説する。次に2.2節で、cubic 離散写像システムという簡単なモデルを設定してカオス共鳴 (Chaotic Resonance: CR) の基本的特性及び評価方法について具体的に調べる。

2.1 確率共鳴

2.1.1 双安定なポテンシャルを持つシステム

このシステムはポテンシャル $U_0(x)$ が2つの極小値を持っており、(2.1), (2.2) 式で表される。

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + D\xi(t) + s(t), \quad s(t) = A \sin(2\pi f_0 t) \quad (2.1)$$

$$f(x) = -\frac{dU_0(x)}{dx}, \quad U_0(x) = \frac{1}{2}x^2 + \frac{1}{4}x^4 \quad (2.2)$$

ここで、 x は状態変数、 $\xi(t)$ は $\langle \xi(t) \rangle = 0, \langle \xi(t), \xi(t') \rangle = \delta_{tt'}$ のガウス型白色ノイズ ($\langle \rangle$ は時間平均)、 $s(t)$ が外部信号である。このシステムの有効ポテンシャル $U(x, t)$ は

$$U(x, t) = U_0(x) + xs(t) = \frac{1}{2}x^2 + \frac{1}{4}x^4 + xA \sin(2\pi f_0 t) \quad (2.3)$$

となるので、その形状は時刻 $t_1 \approx t_4$ に応じて図2.1(a)~(d)のように変化する。

(a) では(2.3)式の右辺の第3項が0であり、ポテンシャルの2つの井戸の深さは同じである。この時、一方の井戸Aにあるボール(システムの状態)は $D\xi(t)$ によって常時揺らされているが、2つの井戸の間に存在する山(閾値)を越えるだけのノイズが来ない限り、もう一方の井戸Bに移ることはない。今、(b)のように $U(x, t)$ の山の高さが(2.3)式の効果で低くなると、 $D\xi(t)$ によって山を越えやすくなり、もう一方の井戸Bにボールが移る確率は増す。(c)は(a)と同じ状態で越えにくく、(d)では再び山を越えやすくなる。こうして $D\xi(t)$ が適切な強度でシステムに加わることで $s(t)$ に共鳴してボールの山越えをより多く発生させることが理解される。 $D\xi(t)$ の強度が適当であればボールの運動は比較的周期性に近くなる。しかし、 $D\xi(t)$ の強度が大きすぎると、周期的な変化とは無関係にノイズのみによってボールはAとBの間を遷移するようになりランダムに近づく。

このような時系列変化 $|x(t)|$ のノイズ (D) 依存性を調べる為に、(2.1) 式を4次のルンゲ・クッタ法で $\Delta t = 10^{-2}$ の刻み (bin) で離散化し数値解を求める。図2.2は $A = 0.2, f_0 = 0.01$ における $D = 0.0, 1.0, 5.0, 10.0, 20.0, 40.0$ の場合の時系列変化 $|x(t)|$

である。ノイズを印加しない場合 ($D = 0.0$) は、外部信号 $s(t)$ のみの効果で一方の井戸の中で運動している。ノイズ強度 D が小さい場合 ($D = 1.0$) は、時々閾値を越えることが出来ている。そして、ノイズ強度 D が最適に近い強度で印加された場合 ($D = 5.0, 10.0$)、図 2.1 でポテンシャルの山越えが起こりやすくなる時刻 t_2, t_4 のタイミングでほとんど毎回、一方の井戸からもう一方の井戸への切り替わりが起こっている。さらに D が大きくなる ($D = 20.0, 40.0$) と $s(t)$ とは無関係にポテンシャルの山を越える様子が確認できる。

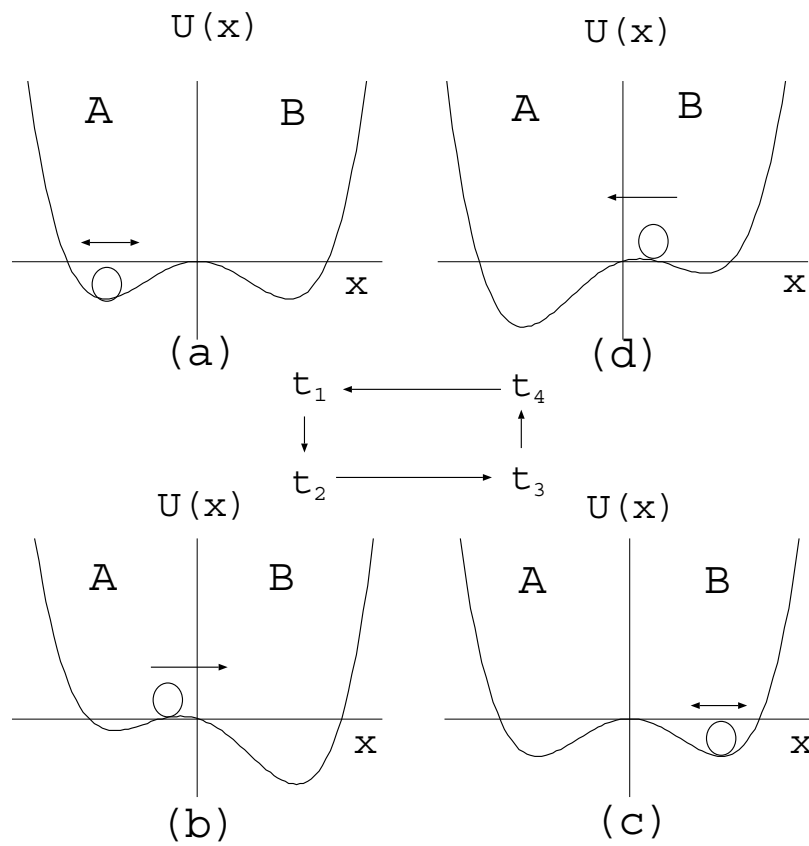


図 2.1 確率共鳴の概略図.

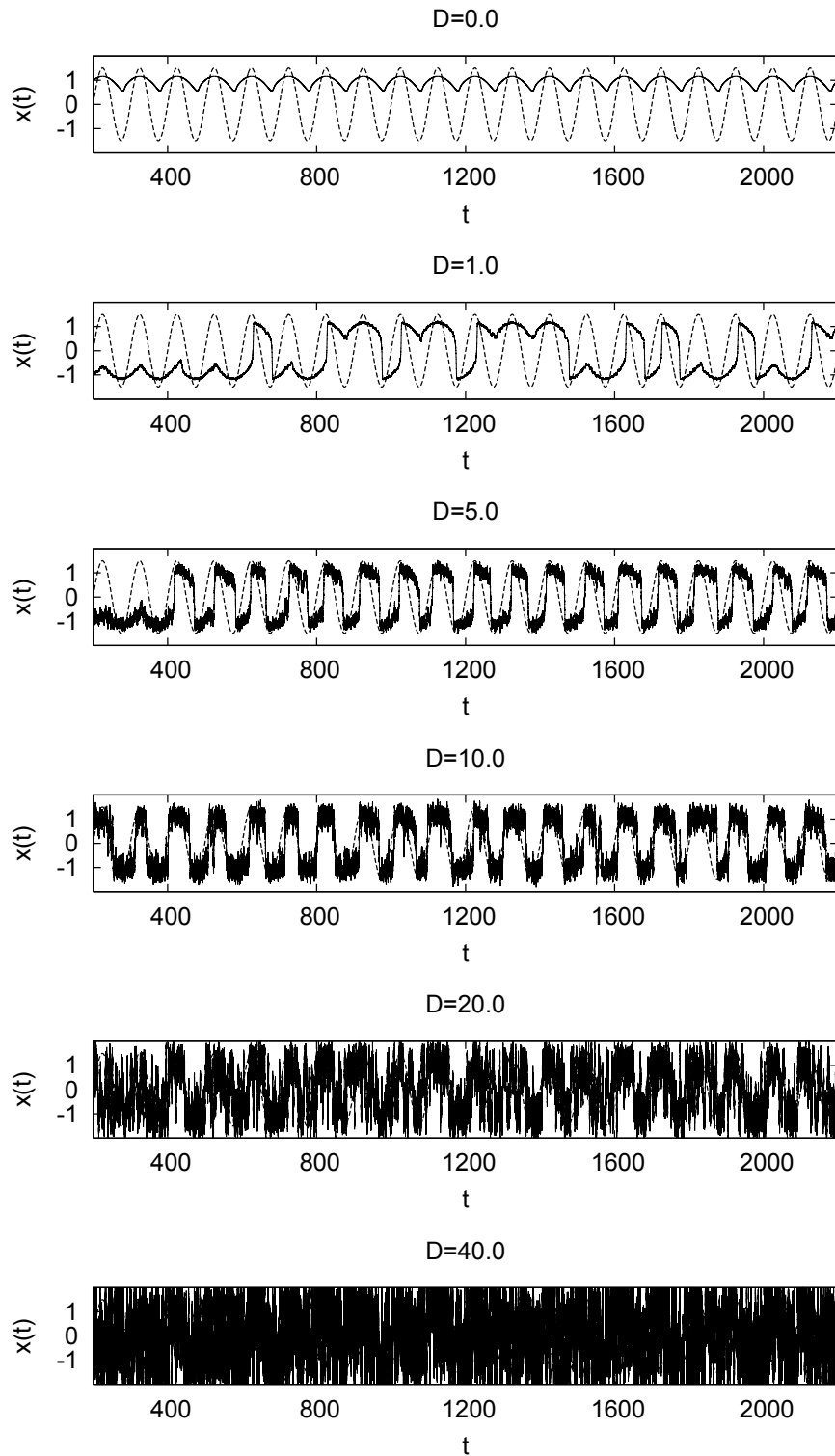


図 2.2 ノイズ強度 $D = 0.0, 4.0, 7.0, 10.0, 20.0, 40.0$ の場合の $x(t)$ の時系列変化 ($A = 0.4, f_0 = 0.01$).

2.1.2 システム応答のノイズ依存性

外部信号 $s(t)$ (入力) に対するシステム状態 $x(t)$ (出力) の応答性を評価するために評価尺度として、信号対ノイズ比 (SNR) と入出力相関 $C(\tau)$ を用いる。SNR については

$$SNR = 10 \log_{10} \frac{P_S}{P_N} \quad (2.4)$$

$$P_S = \frac{1}{2\Delta f_S} \int_{f_0 - \Delta f_S}^{f_0 + \Delta f_S} P(f) df \quad (2.5)$$

$$P_N = \frac{1}{2(\Delta f_N - \Delta f_S)} \left(\int_{f_0 - \Delta f_N}^{f_0 - \Delta f_S} P(f) df + \int_{f_0 + \Delta f_S}^{f_0 + \Delta f_N} P(f) df \right) \quad (2.6)$$

ここで、 $P(f)$ は $|x(t)|$ のパワースペクトルである。 P_S は入力信号の周波数 f_0 の近傍領域 ($f = f_0 \pm \Delta f_S$) でパワースペクトルを平均したものである。 また P_N はそれ以外の領域 (background) でのパワースペクトルの平均である。 (2.5) 式は $\Delta f_S \simeq 0$ とした場合に $P_S = P(f_0)$ となる。 ここでは $\Delta f_S = 5 \pm 10^{-5}$, $\Delta f_N = 3 \pm 10^{-3}$ と設定しシミュレーションを行う。 次に入出力相関については

$$C(\tau) = \frac{C_{sx}(\tau)}{C_{ss}C_{xx}} \quad (2.7)$$

$$C_{sx}(\tau) = \langle (s(t+\tau) - \langle s \rangle)(x(t) - \langle x \rangle) \rangle \quad (2.8)$$

$$C_{ss} = \langle (s(t) - \langle s \rangle)^2 \rangle, C_{xx} = \langle (x(t) - \langle x \rangle)^2 \rangle \quad (2.9)$$

ここで、 τ は遅れ時間である。 これらの評価尺度を用いて時系列 $|x(t)|$ (以下のシミュレーションでは $200 < t < 10000$ のデータを対象、 $\Delta t = 10^{-2}$ としているので約 10^6 データポイント) の応答性を評価する。

図 2.3 は $D = 0$, $f_0 = 0.01$ のノイズ・フリーの場合における信号強度 A 依存性である。 $D = 0$ であるので、 P_N は 0 であり、 SNR は求められない。 そこで $C(\tau)$ のみで評価した。 白丸は $x(t)$ 値そのものに対する結果 (complete dynamics) で、 黒丸は $x(t)$ 値の正負に応じて ≤ 1 に 2 値化し、 それに対して評価した結果 (two-state dynamics) である。 $A = 0.4$ 以下での complete dynamics と two-state dynamics の顕著な違いは、 two-state dynamics の場合には一方のポテンシャルの井戸内での intra-motion は無視され、 井戸 A, B 間の往来

による intar-motion のみがとらえられるからである。すなわち，井戸 A 内では 1 の値となり，井戸 B 内では 1 となるため，一方の井戸内のみでの intra-motion の $C(\tau)$ は 0 となる。図 2.3 の結果は $A = 0.4$ より大きい信号強度では信号の強制力のみによって井戸間の往来が起こっていることを示している。よって，ノイズ効果による往来 (SR) を評価するためには $A = 0.4$ 以下の信号強度を設定する必要がある。

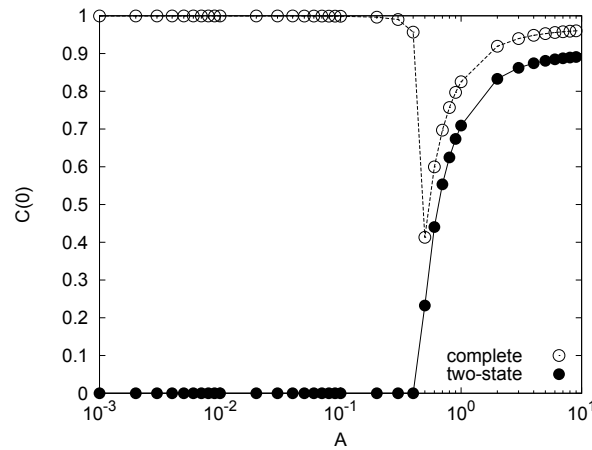


図 2.3 $D=0$ における信号強度依存性.

次に，信号の強制力が支配的にならない $A = 0.4$ 以下の信号強度において，外部信号 $s(t)$ と共にガウス型白色ノイズ $D\xi(t)$ を印加する。図 2.4 の結果は外部信号 $s(t)$, ($A = 0.4, 0.1, f_0 = 0.01$) に $D\xi(t)$ を加えた場合のノイズ強度 D 依存性である。最適な信号強度 $D = 10.0$ で $SNR, C(\tau)$ がピークとなるシステム応答性が確認できる。なお， $A = 0.4$ における $D = 0.2$ 付近以下， $A = 0.1$ における $D = 5.0$ 付近以下での complete dynamics と two-state dynamics の顕著な違いは図 2.3 の場合と同様に complete dynamics では intra-motion の効果が無視できないからである。

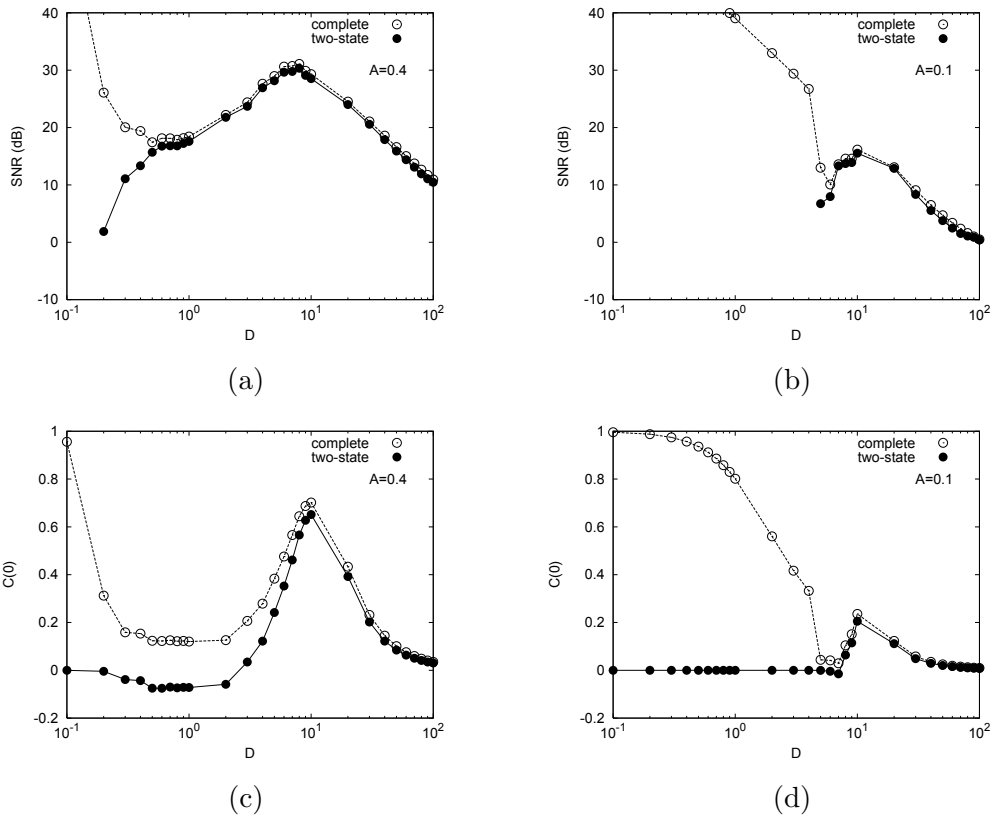


図 2.4 $A = 0.4$ ((a), (c)), $A = 0.1$ ((b), (d)) における信号下システム応答の SNR と入出力相関 $C(0)$ の D 依存性 ($f_0 = 0.01$).

2.1.3 システム応答の信号強度依存性

図 2.4 のノイズ依存性から判明した最適なノイズ強度 $D = 10.0$ に設定し、システム応答の信号強度依存性を評価した結果である。ノイズ・フリーな場合 ($D = 0$ case) の two-state の $C(0)$ と比較して、信号強度が $A = 0.4$ より小さい領域で入出力相関 $C(0)$ が増大しており、ノイズ効果による井戸間の往来 (SR) が確認できる。なお、SNR では、 $D = 0.0$ の時の SNR が存在しないので、このような比較はできない。

図 2.5 における $A = 10^{-3}, 10^{-2}, 0.1, 0.4, 1.0$ の時の時系列変化と対応するノイズ・フリーな場合の時系列変化を図示したのが図 2.6 である。信号の強制力だけでは井戸間の往来は起こらなかったのが、 $A = 10^{-3}, 10^{-2}$ ではノイズ効果により外部信号 $s(t)$ (図中の破線) とは無関係に井戸間を往来している。 $A = 0.1$ で外部信号と往来のタイミングがそろい安くなる、 $A = 0.4$ では、信号に同期してほぼ毎回往来が起こっている。 $A = 1.0$ では、信号のみの強制力で井戸間を往来していたノイズ・フリーの場合に比べてシステム応答の時間遅れがノイズ効果で軽減されている。

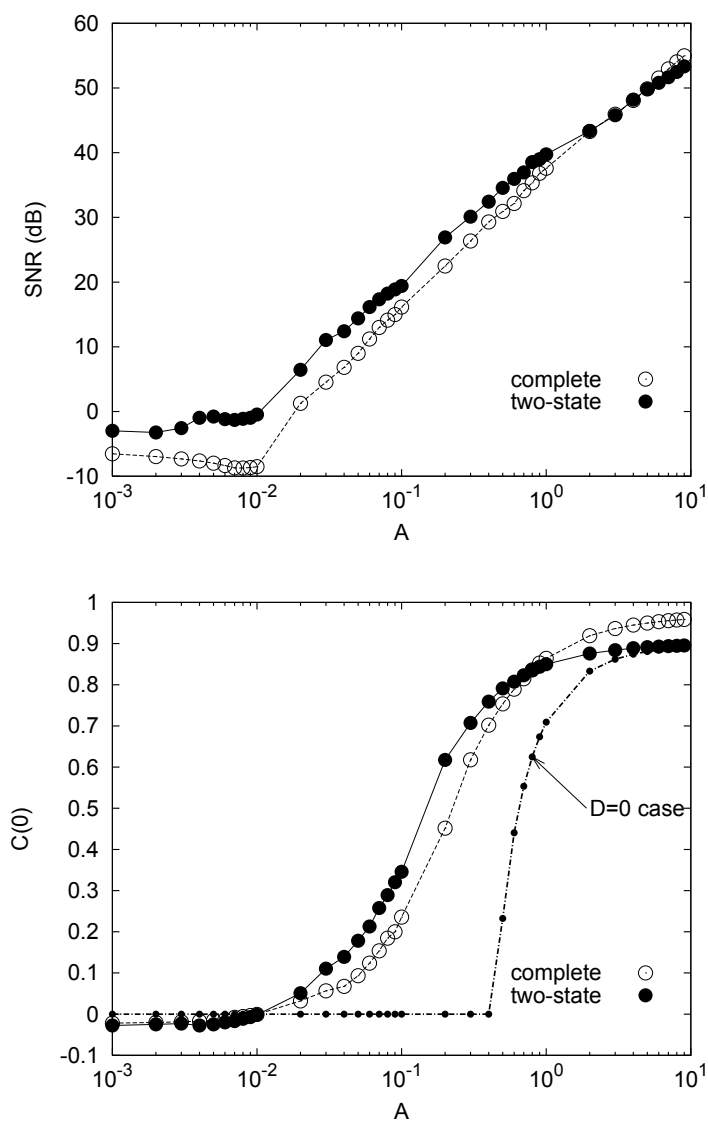


図 2.5 信号下システム応答の SNR と入出力相関 $C(0)$ の A 依存性 ($f_0 = 0.01, D = 10.0$).

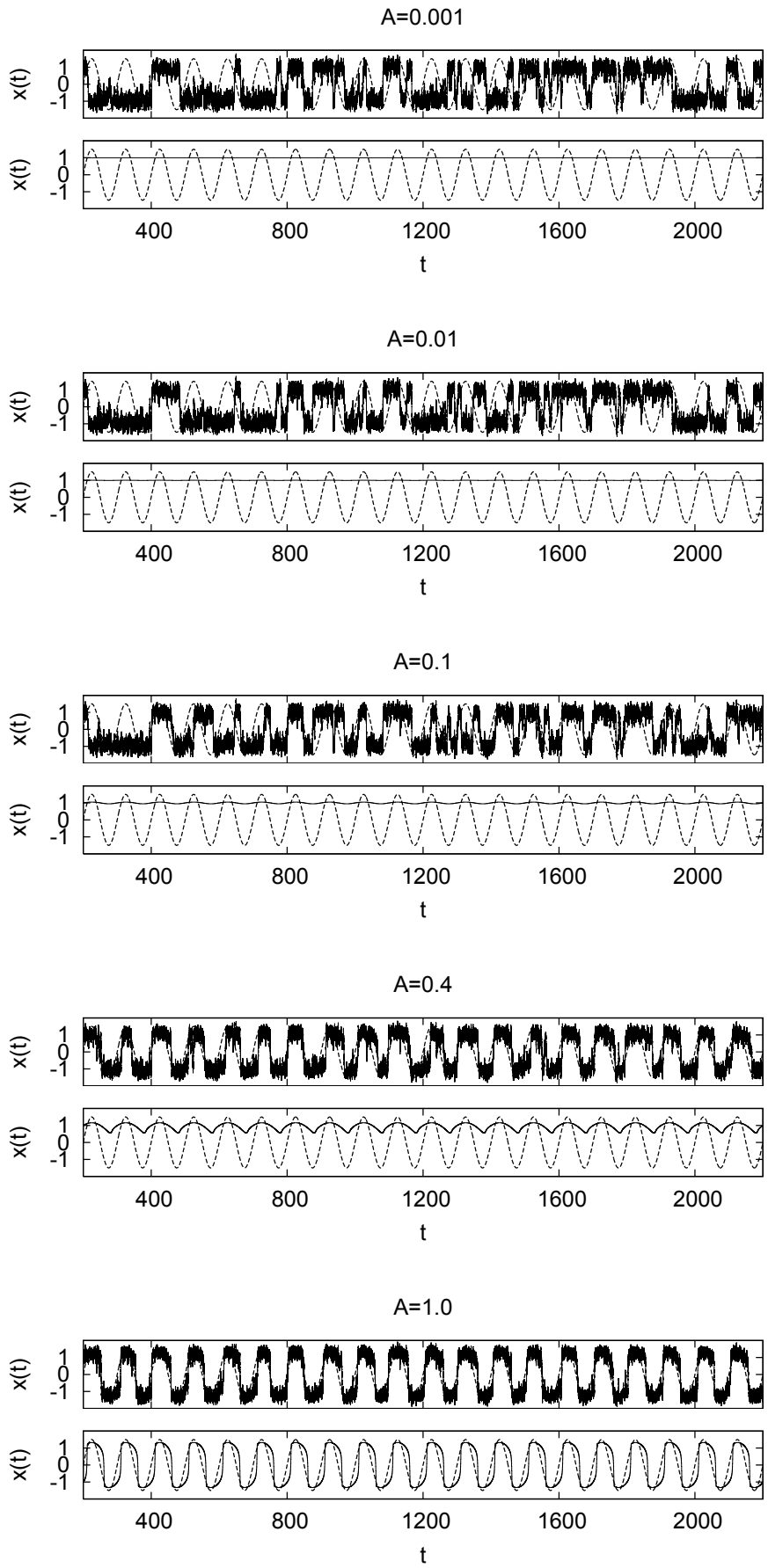


図 2.6 上段は $A = 0.001, 0.01, 0.1, 0.4, 1.0$ の場合 ($D = 10.0, f_0 = 0.01$), 下段はノイズ・フリーの場合 ($D = 0, f_0 = 0.01$) の時系列変化.

2.1.4 システム応答の信号周波数依存性

図 2.7 は信号強度, ノイズ強度を $A = 0.4, D = 10.0$ に設定し, 信号周波数依存性を two-state dynamics で評価した結果である. SNR では 30dB をピークに低周波側 ($f_0 < 10^{-3}$) と高周波側 ($f_0 > 1$) で低くなる傾向がみえ, $C(0)$ では高周波側で値が低くなる. しかし, 図 2.8 の $f_0 = 0.001, 0.01, 0.1, 1.0$ の場合における時系列変化を見ると, $f_0 = 0.01$ と $f_0 = 0.1$ は, 両者とも SNR が約 30dB をとっているが時系列変化では大きな違いがある. また, $f_0 = 0.01$ と $f_0 = 0.1$ を $C(0)$ で評価すると, 両者は 0.6 程度の差があり SNR では評価しきれない時系列変化の違いを見ることができる. 一方, $f_0 = 0.001$ と $f_0 = 0.01$ を $C(0)$ で評価すると, 両者は約 0.8 となっており時系列変化の違いを評価できていない. このことから, SNR と入出力相関 $C(\tau)$ はシステム応答の周波数依存の評価尺度として適当でないと考えられる.

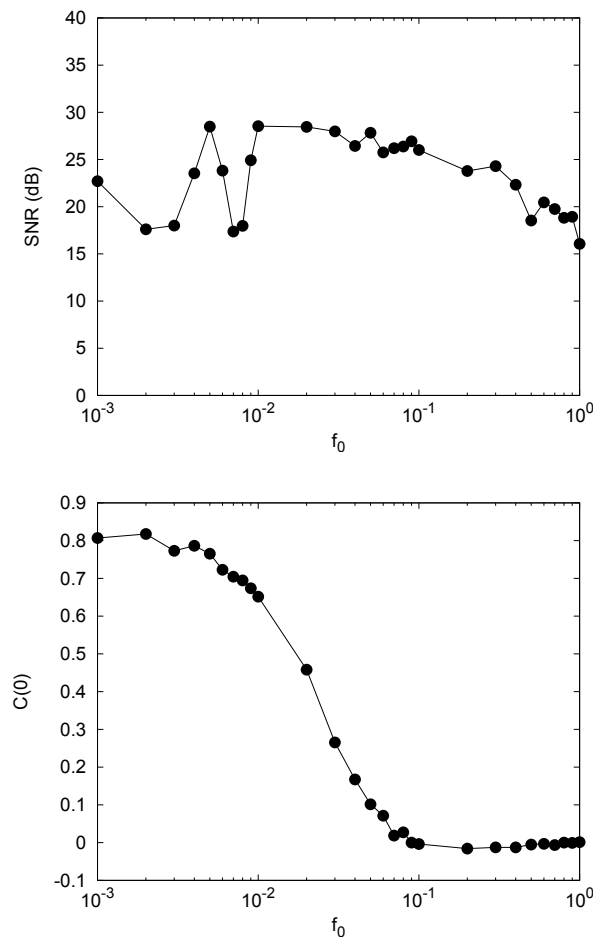


図 2.7 信号下システム応答の SNR と入出力相関 $C(0)$ の信号周波数 f_0 依存性 ($A = 0.4, D = 10.0$).

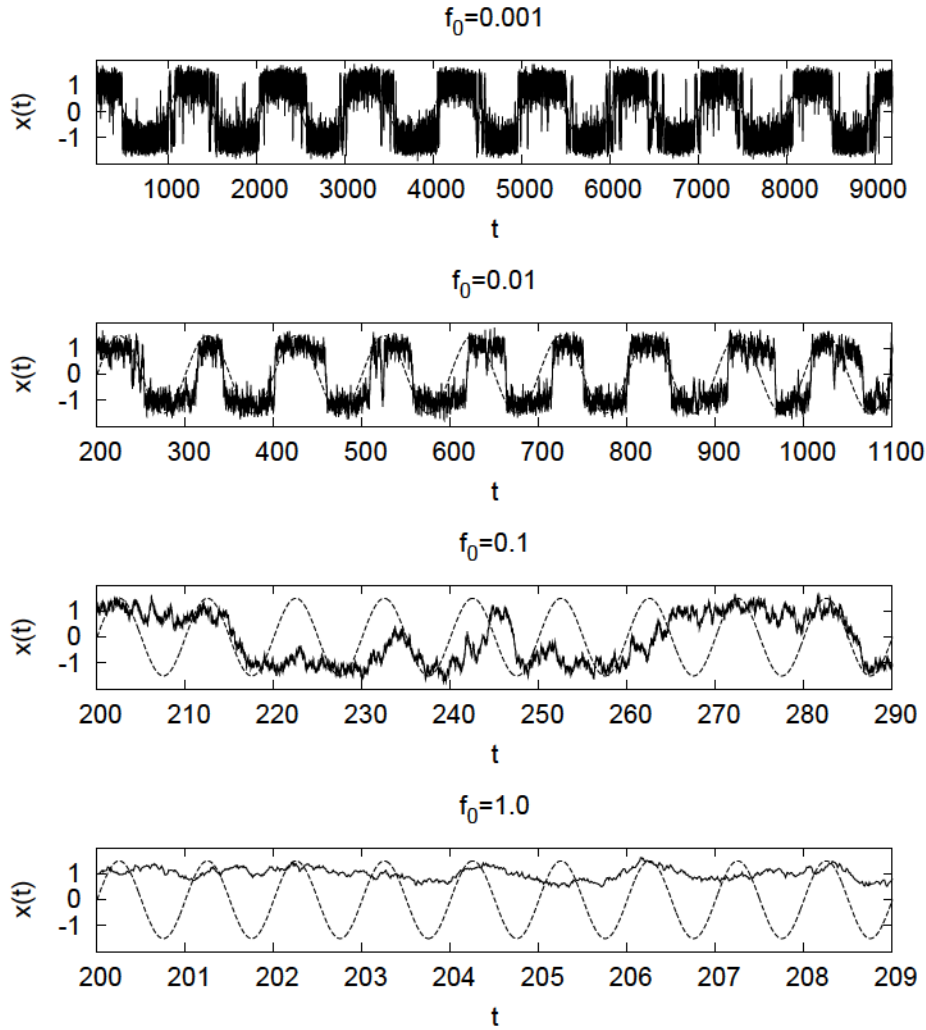
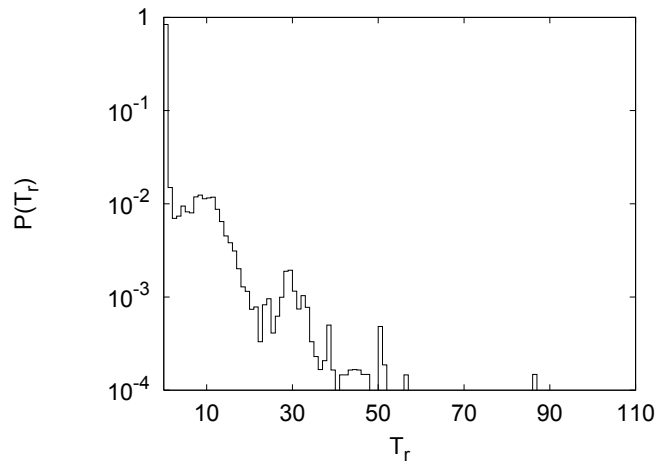
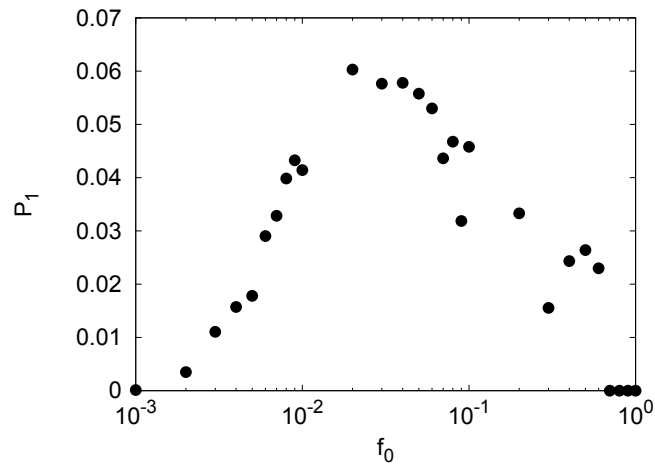


図 2.8 図 2.8 の $D = 10.0, A = 0.4$ における時系列変化 ($f = 10^{-3}, 10^{-2}, 10^{-1}, 1.0$).

これまで SR の研究において、SNR のノイズに対する非単調な応答は SR の指標として利用されてきたが、信号周波数に対しては単調減少な応答しか示さないことが指摘されている。このため、共鳴現象では信号が最も増幅されやすい共鳴周波数が存在するが、SNR ではこのようなシステム応答の周波数依存性を求めることができない。これは入出力相関を用いた場合も同様である。そこで、Sinha によって提案された周波数に対して非単調な応答を示す評価尺度 P_1 を用いて周波数依存を評価する [10]。図 2.9 は各井戸に滞在する時間 (residence time) T_r の頻度分布 $P(T_r)$ である。外部信号の半周期の奇数倍 ($T_r = 10, 30, 50, \dots$) の近傍で値が高くなっており (一般には、周期 $T_0 = 1/f$ において、 $T_r = (k - 1/2)T_0, k = 1, 2, 3, \dots$)、そのタイミングで井戸間の遷移が生じやすいことを



(a)



(b)

図 2.9 信号下システム応答の (a) 滞在時間頻度分布 $T_r(f_0 = 0.05)$, (b) P_1 の f_0 依存性. ($A = 0.4, D = 10.0$).

示している. この $T_r(k=1) = T_0(\leq 0.25T_0)$ の近傍での頻度

$$P_1 = \int_{\frac{T}{2}}^{\frac{T}{2} + 0.25T} P(T_r) dT_r \quad (2.10)$$

を求めたものが図 2.9 である. $f_0 = 0.02$ 付近でピークとなるシステム応答性が確認できる.

2.2 カオス共鳴

2.2.1 カオス共鳴現象

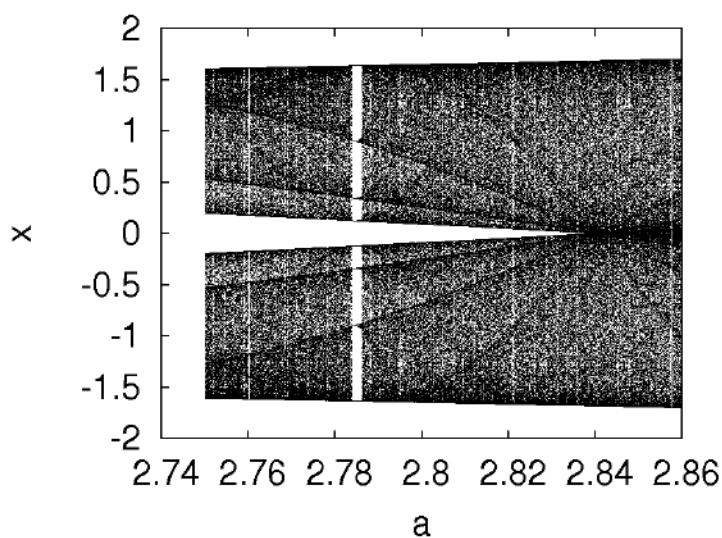
SR は入力信号が微弱なため、信号検出ができないシステムにノイズが印加された場合、2.1 節で既に示したように、ノイズ効果によって微弱信号に対するシステム応答の増強が起こり、信号検出が可能となる現象である。一方、CR はノイズではなく、システムの持つカオス性によってシステム応答の増強が起こり信号検出が可能となるノイズフリーな共鳴現象である。CR が生じるシステムは2つの(ストレンジ)アトラクタを持つ。このようなカオスシステムは初期状態によって、2つの内いづれか一方のアトラクタ内で運動することになる。この2つのアトラクターはカオスシステムのダイナミクスを決定するオーダ(秩序)パラメータの変化によって、併合が起こり、アトラクタ間をランダムに行き来するようになる。このようなカオスシステムに信号を印加した場合、それがオーダパラメータの変化としての効果を生み出し、信号に誘導されたアトラクタ間の往来が起こる。

2.2.2 cubic 離散写像システム

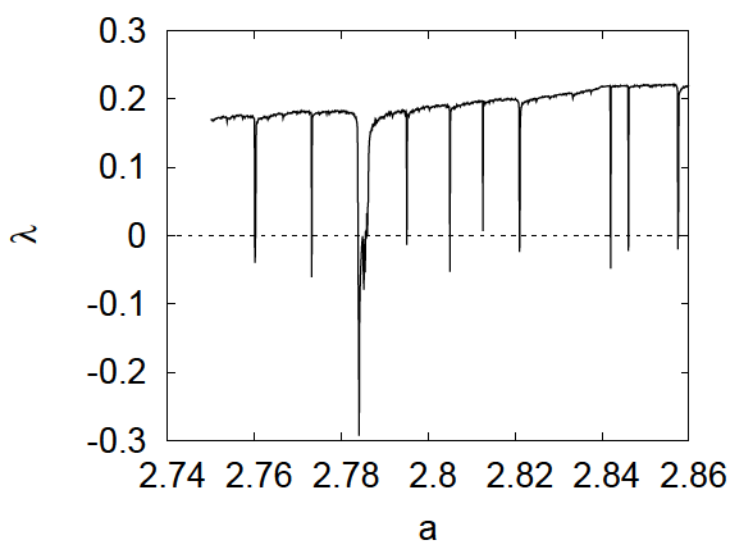
本節では、カオスによるノイズフリーな決定論的共鳴現象を調べるためのモデルとして(2.11)式の1次元 cubic 離散写像を取り上げる。

$$x_{n+1} = (ax_n - x_n^3) \exp(-x_n^2/b) \quad (2.11)$$

ここで、指数関数項は x_n の写像値が発散してしまうことのないようにするためのものである。図 2.10 に、システムの挙動のパラメータ a に対する分岐図とリアプノフ指数 λ を示す。このシステムは、 $a < a_{cr} = 2.839\dots$ においては $x_n = 0$ に対して対称な正負の2つのカオスアトラクタを有しており、初期値によって一方のアトラクタにトラップされる(分岐図では正負両方の初期値によるデータを記載)。そして、 $a = a_{cr}$ で両者のアトラクタは併合し、両領域を間欠的に往来するようになる。図 2.11 は $a = a_{cr}$ 前後における x_n 値の存在確率密度分布の違いを示したものである。



(a) 分岐図



(b) リアプノフ指数 λ

図 2.10 cubic 離散写像 ((2.11) 式) における分岐図とリアプノフ指数 λ ($b = 10$).

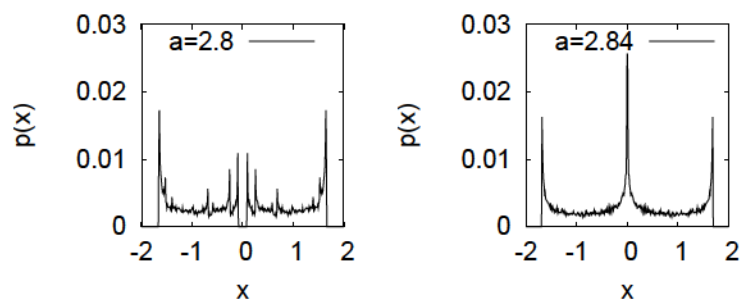


図 2.11 cubic 離散写像 ((2.11) 式) の a_{cr} 前後での確率密度分布 ($b = 10$).

2.2.3 システム応答のオーダーパラメータ a 依存性

(2.11) 式の右辺に微弱 ($A \ll 1$) な周期信号を印加し,

$$x_{n+1} = (ax_n - x_n^3) \exp(-x_n^2/b) + A \sin \pi \Omega n \quad (2.12)$$

のときの出力 x_{n+1} への影響を調べる. 評価の尺度としては, 時系列データ $\{x_n\}$ (以下のシミュレーションでは 5 ± 10^4 回反復とし, 初期の 1000 回は棄却) に対して, 2.1 節で用いた信号対ノイズ比 (SNR)((2.4) 式 \approx (2.6) 式) と入出力相関 $C(\tau)$ ((2.7) 式 \approx (2.9) 式) を用いる. $\Omega = 0.1$, $A = 0.005$ の場合の実験結果が図 2.12 である. 黒丸は x_n 値そのもの (実数値) に対するもの (complete dynamics) で, 白丸は x_n 値を正負に応じて ≤ 1 に 2 値化し, それに対して評価したもの (two-state dynamics) である. $a = 2.83$ 付近以下での両者の違い (特に SNR における) は, 一方 (正または負) のアトラクタ内での intra-motion が two-state dynamics の場合には無視されることによる. いづれにしても, $a = 2.84$ 辺りでピークが得られている. なお, 入出力相関では応答の位相差 τ に配慮して, two-state の場合には $\tau = 4$ とした. 図 2.12 での各 a における complete の場合のシステム挙動のリアプノフ指数 λ は正である (カオス性を有している) ことが確認できている.

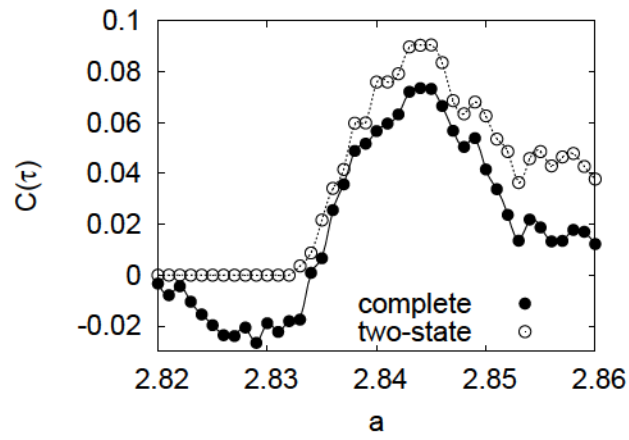
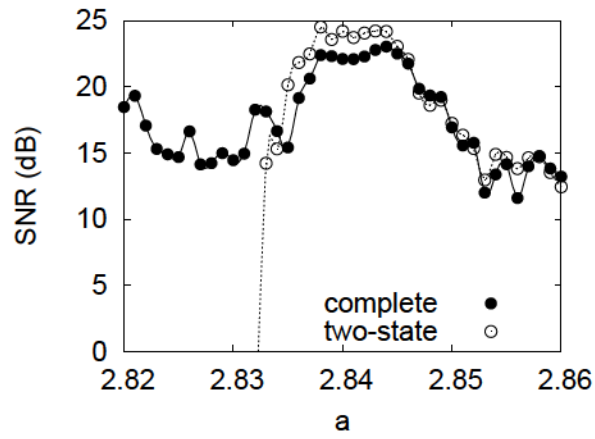


図 2.12 信号下システム応答の SN 比 (SNR) と入出力相関 $C(\tau)$ のパラメータ a 依存性 ($A = 0.005, \Omega = 0.1, b = 10$). $C(\tau)$ の評価において complete では $\tau = 0$, two-state では $\tau = 4$ と設定.

2.2.4 システム応答の信号強度依存性

図 2.13 は、パラメータ a を図 2.12 のピーク付近の $a = 2.8425$ に定め、システム挙動 ((2.12) 式) の信号強度 (振幅 A) への依存性を調べたものである。 $A = 1$ を越える強い信号下ではシステム応答が信号に強制されていくが、それより弱い信号下では強制力ではなく共鳴による応答が実現している。

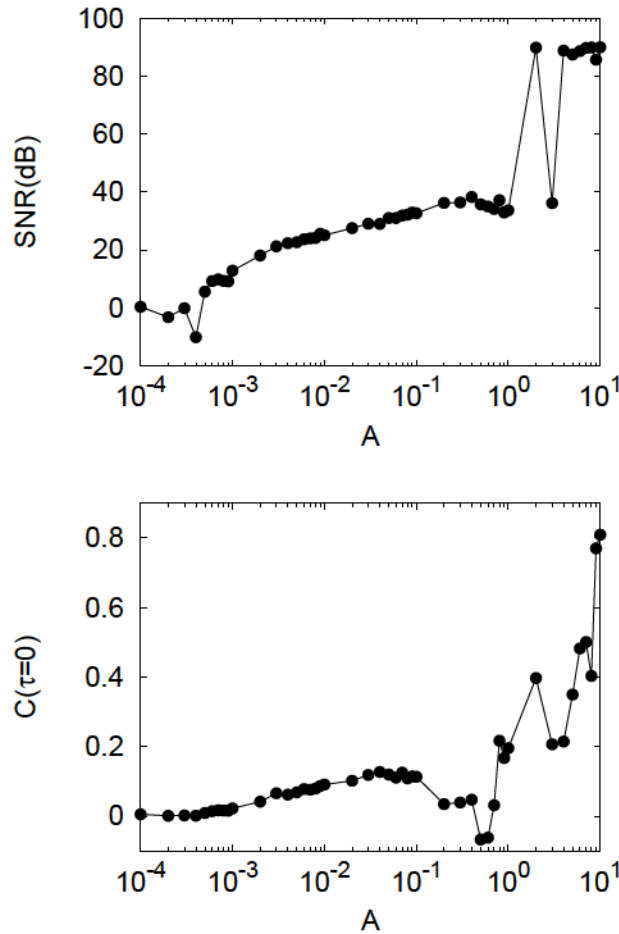


図 2.13 信号下システム応答の信号強度 A 依存性 ($a = 2.8425, \Omega = 0.1, b = 10$).

2.2.5 システム応答の信号周波数依存性

共鳴の場合、システム応答は外部信号の周波数 Ω に非単調な応答性を示すと考えられる。図 2.14 は、 $A = 0.005, \Omega = 0.1$ の周期信号の下でシステムが正負の各カオスアトラクタ領域に滞在する時間 (residence time) T_r の頻度分布 $P(T_r)$ である。半周期の奇数倍 ($T_r = 10, 30, 50, \dots$) の各近傍で値が大きくなっており (一般には、周期 $T_0 = 2/\Omega$ において、 $T_r = (k - 1/2)T_0, k = 1, 2, 3, \dots$)、そのタイミングでアトラクタ間の遷移

が生じやすいことを示している. そこで $k = 1$ での $T_r = T_0/2$ の近傍 ($\leq 0.25T_0$) における頻度 P_1 ((2.10) 式) に着目し, その Ω 依存性を求めると図 2.15 に示したように $\Omega = 0.005$ ($T_r = 200$) 辺りでピークとなる共鳴特性が確認できる.

$\Omega = 0.005$ に設定した場合には, $\Omega = 0.1$ での図 2.12 における SNR と $C(\tau)$ は増加し, それらのピーク値はそれぞれ 30dB と 0.7 程度となることが確認できている.

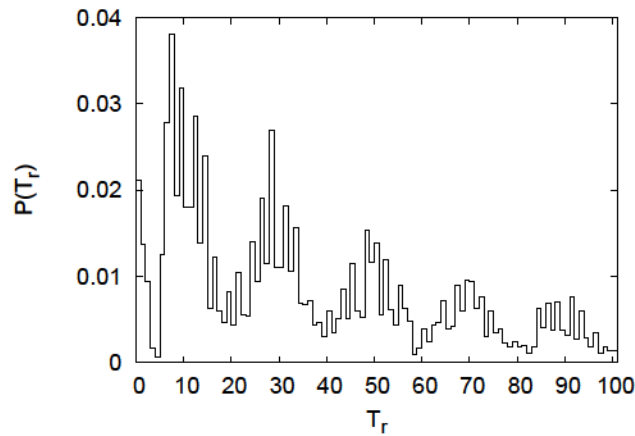


図 2.14 各アトラクタ領域滞在時間 T_r の確率密度分布 (5×10^5 反復, $a = 2.8425$, $A = 0.005$, $\Omega = 0.1$, $b = 10$).

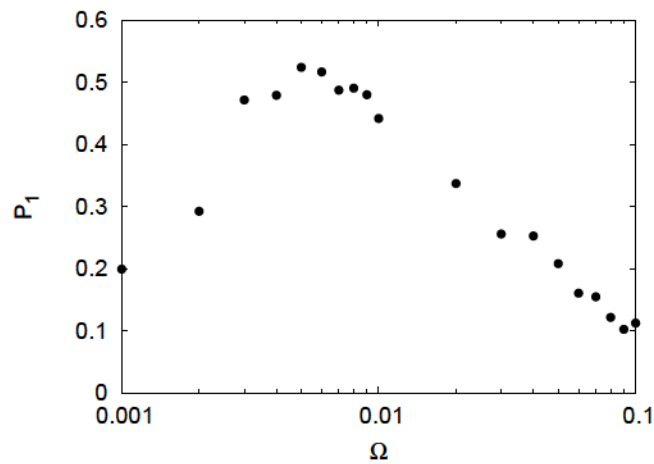


図 2.15 半周期近傍滞在頻度 P_1 の Ω 依存 ($a = 2.8425$, $A = 0.005$, $b = 10$).

2.3 まとめ

本章では、SR と CR の概念を説明するために、双安定なポテンシャルを持つシステムと cubic 離散写像システムを取り上げ、その信号応答性について具体的に示した。まず双安定なポテンシャルを持つシステムでは、SNR と $C(\tau)$, P_1 という評価尺度を導入することで、SR のノイズ強度依存、信号強度依存、周波数依存といった基本特性について具体的に示した。次に CR が生じる簡単なシステムとして、cubic 離散写像システムを取り上げ、前述の評価尺度を用いて、微弱な信号に対するシステム応答を示した。

次章以降では、このような単純な数理モデルではなく、実際のニューロンの膜電位の活動を記述できるスパイクングニューラルシステムを取り上げ、SR と CR 的信号応答性について評価を行う。

第3章 下オリーブニューロンにおける信号応答性能

本章では、小脳学習において運動誤差情報の伝達を担う下オリーブニューロン (Inferior Olive(IO) Neuron) のモデルである Velarde-Llinás IO ニューロンモデルに着目し、単体の IO ニューロンと IO ニューロンの結合系を対象に、カオス共鳴 (Chaotic Resonance: CR) と確率共鳴 (Stochastic Resonance: SR) の信号応答性について検討を行う。

3.1 はじめに

Marr と Albus は小脳の学習の仕組みを説明するため、パーセプトロンの3層構造を苔状線維 (mossy fiber), 平行線維 (parallel fiber), プルキンエ細胞 (Purkinje cell) の神経回路に当てはめた小脳パーセプトロン仮説を提唱した [35,36]. この小脳学習のシステムは図 3.1 で示されるような構成になっている. この仮説では、苔状線維 \simeq 平行線維 \simeq プルキンエ細胞の経路を通過して、小脳から出力される信号が不適切である場合、登上線維 (climbing fiber) 元の下オリーブ核細胞 (Inferior Olive(IO) Neuron) から誤差信号がプルキンエ細胞に入力され、プルキンエ細胞に繋がる平行線維の結合加重を調整し学習が行われるというものである. この仮説は、伊藤らによる長期抑圧と呼ばれる結合荷重を調整するメカニズムの発見により、実験的に確認されている [38].

この運動誤差情報の伝達を担う IO ニューロンは、これまでの実験から、自律的な閾値下の振動状態や2つの閾値による複合的な発火特性を持つことが知られている [42–45]. Schweighofer らは、これらの特性は細胞体と樹上突起の膜電位と閾値の違いやその空間的分布によって生じると考え、実験データから細胞体と樹状突起部のイオンチャネルの構造を調べ、その構造を詳細にモデル化した Hodgkin-Huxley(HH) 型の2コンパートメントモデルを提案した [46]. また、IO 核の発火特性は主に IO ニューロン間の電気シナプス結合によって担われているという立場からの研究もある. Katori らは単純化した HH 型モデルを用いて IO ニューロンのネットワークを構成し、その発火の時空間的な特性の電気シナプス結合強度やノイズ強度への依存性を調べ、実際の IO 核において観測された発火特性を再現している [47]. 一方、IO 核の研究を数多く行ってきた Llinás らは HH 型コンパートメントモデルのように生理学的な構造に着目するのではなく、膜電位における閾値下での振動や低閾値、高閾値といった特性を個別のシステムに担わせ、それらを結合することで、HH 型より単純でありながら IO ニューロンの膜電位の振舞いを再現できる Velarde-Llinás IO ニューロンモデル [20,21] を提案している.

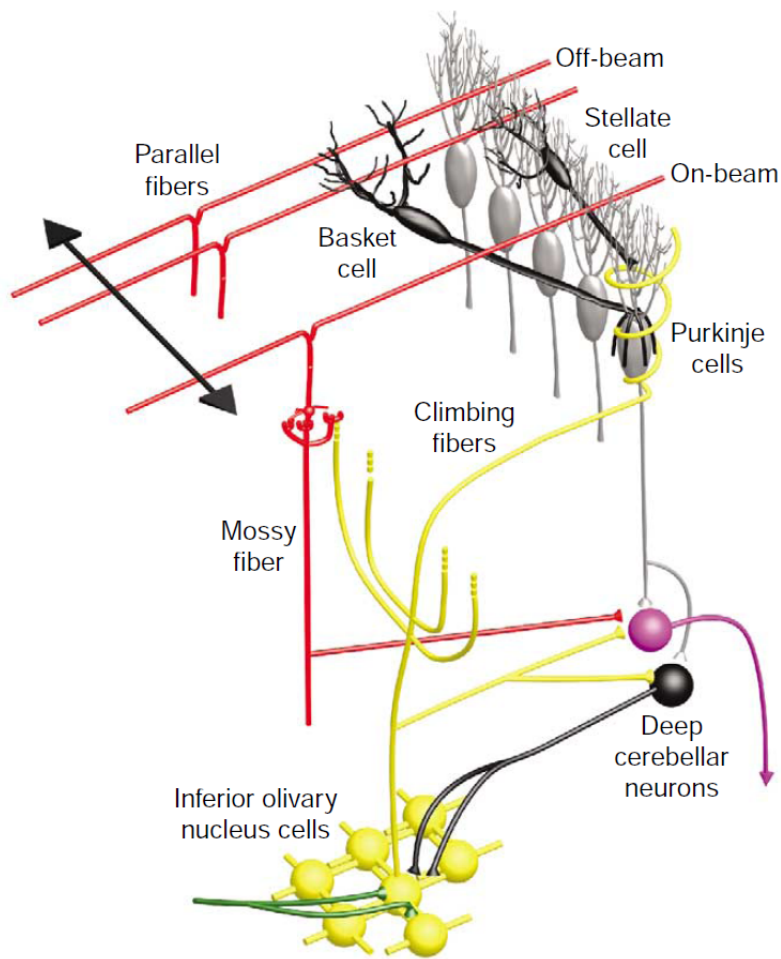


図 3.1 小脳学習システム ([37] より転載)

ところで IO ニューロンの運動誤差情報の伝達能力に関して、これまで、IO ニューロンは互いに強い電気シナプス結合で継ぎされており、数 Hz という低頻度の周期的な同期発火を起こすとされてきた。このため、IO ニューロンの発火によって、プルキンエ細胞で生じる複雑スパイクが小脳での運動制御を乱すことはないが、このような低頻度の同期発火では貧弱な誤差情報しか送ることができない。これは小脳が精巧な運動の学習に関与するという事実と矛盾する [48, 49]。また一方では、IO 核からの登上繊維信号において不規則で非同期的な発火も観測されている [37]。Schweighofer らは、生理学的に現実的な電気シナプス結合レベルでは IO ニューロンのネットワークにカオス的な非同期発火が生じ、これによって低頻度の発火でも複数試行の平均化を通して多くの情報を誤差信号として送れる可能性を HH 型のコンパートメントモデルを用いたシミュレーションによって示した [18]。これは、これまで研究されてきたカオスによる信号応答性の増強 [7-14] のニューロン系

での実現を示唆しており、従来のノイズによる確率共鳴 (SR: Stochastic Resonance) [1–3] と区別してカオス共鳴 (CR: Chaotic Resonance) [12, 16, 17, 50] と呼び得るものである。

このように、これまでの研究により IO 核において CR が機能している可能性が示されたが、従来のノイズによる SR と比較した議論はまだ十分になされていない。そこで、本章ではまず第 1 に、Velarde-Llinás IO ニューロンモデルを用いて単体のニューロンレベルにおける CR 信号応答性と SR 信号応答性を、IO ニューロンの生理学的に妥当な特性である低発火頻度と閾値下振動状態の維持 [42–45] という条件を考慮に入れて評価し、その信号応答の特性と性能について検討する [24–26]。第 2 に、IO ニューロンを電気シナプスによって結合させたネットワークレベルにおける CR 信号応答性と SR 信号応答性を、前述の条件に加えてニューロン間の非同期性の維持という条件も考慮に入れ評価を行う [27–29]。

3.2 モデル

3.2.1 1 ニューロン系

3.2.1.1 Velarde-Llinás IO ニューロンモデル

Velarde-Llinás IO ニューロンモデルは、図 3.2 に示すように Van der Pol(VP) システム、低閾値 FitzHugh-Nagumo(FN I) システム、高閾値 FN(FN II) システムをサブシステムとして結合した 1 ニューロンモデルであり、(3.1)~(3.3) 式で表される。

$$\dot{x} = y, \quad \dot{y} = (\gamma(1 + \alpha u) - x^2)y - \omega^2(1 + \beta u)x \quad (3.1)$$

$$\varepsilon \dot{w} = g(w) - z - x, \quad \dot{z} = 0.5(w - I_2)(w^2 + 0.1) \quad (3.2)$$

$$\varepsilon \dot{u} = f(u) - v + hw, \quad \dot{v} = 0.05(u - I_1)(u^2 + 0.5) \quad (3.3)$$

(3.1) 式が VP サブシステムに、(3.2) 式が FN I サブシステムに、(3.3) 式が FN II サブシステムにそれぞれ対応しており、各システムは互いに結合されている。 ε は FN システムの時定数であり、VP サブシステムに比べて変化を速くさせる為に、 $\varepsilon \leftarrow 1$ (以下では $\varepsilon = 0.01$) とする。IO ニューロンの膜電位に相当する変数は u である。 I_1, I_2 は定常電流項である。

$f(u), g(w)$ は FN システムにおける閾値を決める関数である。

$$f(u) = \begin{cases} 1.5u & (u < a) \\ 0.2u - 1.7a & (a < u < 4) \\ 1.6u - 1.7a + 7.2 & (u > 4) \end{cases} \quad (3.4)$$

$$g(w) = \begin{cases} 2w & (w < b) \\ 3w - 5b & (b < w < 1) \\ 5w - 5b + 8 & (w > 1) \end{cases} \quad (3.5)$$

ここで a は高閾値, b は低閾値を決めるパラメータで以下では $a = 1.8, b = 0.5$ に設定する. VP サブシステムのパラメータを $\gamma = 0.21, \omega^2 = 0.63$, FN I と FN II サブシステム

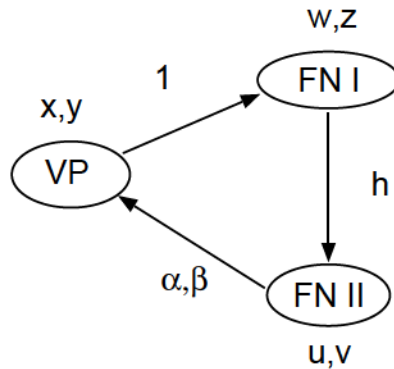
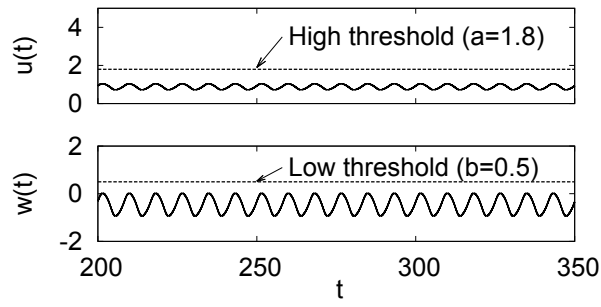


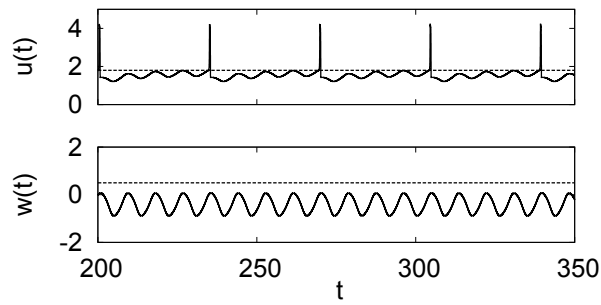
図 3.2 Velarde-Llinás の IO ニューロンモデルの概略図 VP: Van der Pol サブシステム, FN I: 低閾値 FitzHugh-Nagumo サブシステム, FN II: 高閾値 FitzHugh-Nagumo サブシステム

間の結合パラメータを $h = 0.5$ に固定し, VP と FN II サブシステム間の結合パラメータ α, β 及び I_1, I_2 を変化させることでシミュレーションした結果が図 3.3 である. それぞれは, 閾値以下の振動状態 (図 (a)), 高閾値まで脱分極し発火する様子 (図 (b)), 過分極状態から低閾値発火する様子 (図 (c)), 低閾値発火・高閾値発火が両方生じる様子 (図 (d)) である. 図 3.3(a),(b),(c),(d) は, IO ニューロンの膜電位の実際の計測データ [45] にそれぞれよく対応している.

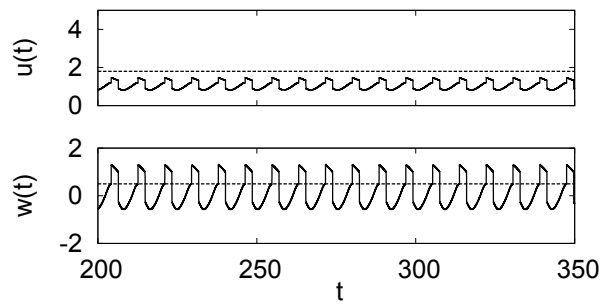
このように, Velarde-Llinás のモデルは, これまでに実験的に確認されている IO ニューロンの主要な振る舞いを十分にトレースできることが分かる.



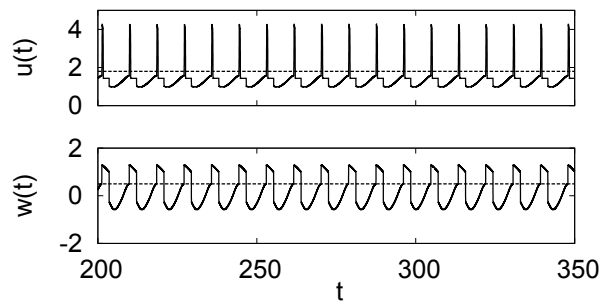
(a)



(b)



(c)



(d)

図 3.3 膜電位 $u(t)$ と内部変数 $w(t)$ の代表的な振舞い. ((a) $\alpha = 0.1, \beta = -0.1, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7$, (b) $\alpha = 0.1, \beta = -0.1, I_1 = 1.68, I_2 = -0.65$, (c) $\alpha = -0.05, \beta = -0.1, I_1 = 1.14, I_2 = 0.7$, (d) $\alpha = -0.05, \beta = -0.1, I_1 = 2.0, I_2 = 0.7$).

3.2.1.2 外部信号とノイズの入力方法

CR の信号応答性の評価を行う場合、外部信号 $S(t) = A \sin 2\pi f_{st}t$ を FNII サブシステムに (3.6) 式のように印加し、ノイズは加えない。

$$\varepsilon u = f(u) \quad v + hw + S(t) \quad (3.6)$$

SR の信号応答性の評価を行う場合は、 $S(t)$ と共にガウス型白色ノイズ $D\xi(t)$ ($\langle \xi(t) \rangle = 0, \langle \xi(t), \xi(t') \rangle = \delta_{tt'}$) を (3.7) 式のように印加する。ただし、 $\langle \times \rangle$ は \times の平均値を意味する。

$$\varepsilon u = f(u) \quad v + hw + S(t) + D\xi(t) \quad (3.7)$$

3.2.2 ニューロン結合系

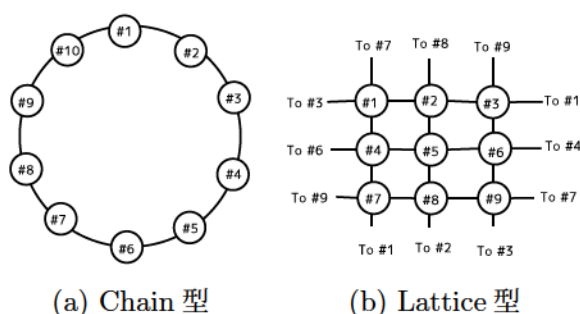


図 3.4 IO ニューロン結合系.

ニューロン結合系として、Schweighofer ら [18] が用いた結合構成と類似した図 3.4 に示される 10 ニューロンから構成される chain 型と 3 ± 3 ニューロンから構成される lattice 型の結合系を用いる。chain 型においては隣接する 2 つのニューロンが、lattice 型においては隣接する 4 つのニューロンがそれぞれ結合されている。それぞれのニューロンは FNII サブシステムを通して、ニューロンの膜電位の差で表される電気シナプスで結合され、chain 型と lattice 型はそれぞれ (3.8) 式、(3.9) 式のように記述される。

$$\varepsilon u_i = f(u_i) \quad v_i + hw_i + J(u_{i+1} + u_{i-1} - 2u_i) \quad (3.8)$$

u_i は i 番目のニューロン ($i = 1, 2, \dots, 10$) の膜電位を、 J は電気シナプス結合強度を表す。

$$\varepsilon u_i = f(u_i) \quad v_i + hw_i + J(u_j + u_k + u_l + u_m - 4u_i) \quad (3.9)$$

lattice 型においては, u_j, u_k, u_l, u_m は隣接する 4 つのニューロンの膜電位を表す. 境界条件として, どちらの結合系に対しても周期境界条件を適用する.

外部信号とノイズの入力方法については, 3.2.1.2 節で述べた 1 ニューロンの場合と同様に, chain 型の場合は (3.10) 式, lattice 型の場合は (3.11) 式のようにそれぞれ印加する.

$$\varepsilon u_i = f(u_i) \quad v_i + hw_i + J(u_{i-1} + u_{i+1} - 2u_i) + S(t) + D\xi(t), \quad (3.10)$$

$$\varepsilon u_i = f(u_i) \quad v_i + hw_i + J(u_j + u_k + u_l + u_m - 4u_i) + S(t) + D\xi(t) \quad (3.11)$$

3.3 評価方法

3.3.1 評価尺度

信号に対する発火タイミングを評価するために, サイクルヒストグラムを導入する. サイクルヒストグラムは $u(t)$ の発火時刻を $t_k (k = 1, 2, \dots)$, 入力信号の周期 $T_0 = 1/f_{st}$ とする時, $2\pi \times (t_k \bmod (T_0))/T_0$ を入力信号の位相 $\theta (0 \leq \theta \leq 2\pi)$ に対応させ, 各位相での $u(t)$ の発火をカウントすることで得られる度数分布である. 例えば, 入力信号の周期が $T_0 = 100$ で, 発火時刻が $t_k = 21, 66, 121, 166, 266$ の場合, $t_k \bmod T_0$ は $21, 66, 21, 66, 66$ となり, $21, 66$ の出現頻度が, それぞれ 2, 3 となる. 以下では, $t_k \bmod (T_0)$ を求め, $\text{bin} = T_0/50$ でサイクルヒストグラムを作成する.

このサイクルヒストグラムの分布 $F(t) (0 < t < T_0)$ の入力信号 $S(t)$ に対する応答性の定量的な評価には, 第 2 章でも用いた相互相関係数を用いる. ここでは更に, 応答の時間遅れの存在を考慮して, (3.12) 式の相互相関係数 $C(\tau)$ を各 $\tau (0 \leq \tau \leq T_0)$ に対して計算し, 最大値となる $\max_{\tau} C(\tau)$ を用いる.

$$C(\tau) = \frac{C_{SF}(\tau)}{C_{SS}C_{FF}} \quad (3.12)$$

$$C_{SF}(\tau) = \langle (S(t+\tau) - \langle S(t) \rangle)(F(t) - \langle F(t) \rangle) \rangle \quad (3.13)$$

$$C_{SS} = \langle (S(t) - \langle S(t) \rangle)^2 \rangle \quad (3.14)$$

$$C_{FF} = \langle (F(t) - \langle F(t) \rangle)^2 \rangle \quad (3.15)$$

併せて, 情報伝達能力の評価においてよく用いられる, 入力の情報量のうち出力に伝送された情報量である相互情報量についても調べる. 入力 $S(t)$ の値 ($A \approx A$) を m 分割した m 事象系 $S = \{s_1, s_2, \dots, s_i, \dots, s_m\}$ と, 出力のサイクルヒストグラム $F(t)$ での値 (0 から最大値まで) を m 分割した m 事象系 $F = \{f_1, f_2, \dots, f_j, \dots, f_m\}$ を作る. この時, 各事象の生起確率 $P(s_i), P(f_j)$ 及び条件付き確率 $P(f_j | s_i)$ に対して, 入出力間の相互情報量は

$$MI(F; S) = H(F) - H(F|S) \quad (3.16)$$

で与えられる。ここで、 $H(F), H(F \sqrt{S})$ は (3.17), (3.18) 式となる。

$$H(F) = \sum_j P(f_j) \log_2 P(f_j) \quad (3.17)$$

$$H(F \sqrt{S}) = \sum_i \sum_j P(s_i) P(f_j \sqrt{s_i}) \log_2 P(f_j \sqrt{s_i}) \quad (3.18)$$

なお、以下のシミュレーションでは $m = 10$ とする。ただし、度数の最大値が m に達しない場合には、度数の最大値を m とする。

ニューロン結合系における発火の同期性の評価の為に、コヒーレンス尺度 [52] を用いる。ニューロン i と j 間の同期性は (3.19) 式で計測される。

$$K_{ij} = \frac{\sum_{l=1}^m X(l)Y(l)}{\sqrt{\sum_{l=1}^m X(l) \sum_{l=1}^m Y(l)}} \quad (3.19)$$

ここで、 $X(l)$ ($l = 1, 2, \dots, m$ ($T/m = \Delta t$)) は評価期間 T における 0, 1 で表された発火の時系列であり、 l 番目の時間 bin にニューロン i の発火が生じた場合 1 に、非発火の場合は 0 となる。 $Y(l)$ はニューロン j における発火の時系列を表す。以下のシミュレーションでは $T = 100T_0$, $\Delta t = 10$ と設定する。ニューロン結合系全体の発火のコヒーレンスの評価には、すべてのニューロンの組み合わせの K_{ij} の平均を (3.20) 式から計算する。

$$K = \frac{2}{N(N-1)} \sum_{i=1}^N \sum_{j<i} K_{ij} \quad (3.20)$$

尚、 N はニューロン結合系のニューロン数を表している。

入力信号に対する応答追従性の周波数特性を評価する指標としては、第 2 章でも用いた

$$P_1 = \int_{0.5T_0}^{1.5T_0} P(T_k) dT_k \quad (3.21)$$

を用いる。ここで、 T_k は k 番目の発火時間間隔で、発火時刻を t_k とすると $T_k = t_{k+1} - t_k$ となり、 $P(T_k)$ は T_k の頻度分布を示している。 T_0 は入力信号の周期 $1/f_{st}$ である。

発火時刻の不規則性の評価には、逆コヒーレンス尺度を導入する。

$$R = \frac{\sqrt{Var(T_k)}}{\langle T_k \rangle} \quad (3.22)$$

ただし、 $Var(T_k)$ は T_k の分散である。

さらに、システム挙動のカオス性の評価には最大リアプノフ指数 λ_1 を用いる [53] (λ_1 の評価プログラムソースについては付録 A を参照)。

発火頻度の妥当性の評価のためには、[入力信号及びノイズ未印加時の閾値下振動回数] に対する [信号応答性評価時の発火回数] の比 (FSR : Firing Frequency to Subthreshold

Oscillation Frequency Ratio) を導入する. 実際の IO ニューロンの発火頻度は 1Hz 程度であり, 閾値下振動が 10Hz 程度であることから, 平均的な IO ニューロンの FSR は 0.1 程度となる [42]. 最も高頻度で発火する場合は, 図 3.3(d) のように閾値下振動に対応して毎回発火が生じる場合で FSR は 1 となる. FSR が 1 を超える場合は, 1 回の閾値下振動に対して複数回の発火が生じており, そのような発火活動は実際の IO ニューロンにおいては観測されていない.

膜電位 $u(t)$ における周期性の度合いの評価には, 固有相関量

$$\tau_c = \frac{1}{\tau_{20}} \int_0^{\tau_{20}} \left(\frac{C_{uu}(\tau)}{C_{uu}(0)} \right)^2 d\tau \quad (3.23)$$

を用いる [54]. ここで時間平均には, 閾値下振動 20 周期分の期間 (τ_{20}) をとる. またニューロン結合系においては, 全ニューロン間で平均した $\bar{\tau}_c$ を用いる.

3.3.2 パラメータ設定

CR と SR の信号応答性評価のために, それぞれのパラメータを設定する. まず, パラメータ I_1, I_2 を $I_1 = 0.9, I_2 = 0.7$ (図 3.3 (a) の閾値以下の振動状態に対応) に固定し, 最大リアプノフ指数の 3 つのパラメータ h, α, β への依存性を調べる. 評価を行ったパラメータの領域は ($3.5 < h < 1, 1 < \alpha < 2, 0 < \beta < 2$) である. ここでは, その中で図 3.5 に示されるように, $h = 3.1$ の時の α, β の領域 ($1 < \alpha < 2, 0 < \beta < 2$) におけるシステム挙動の最大リアプノフ指数 λ_1 について示す. $\lambda_1 > 0$ となるカオス領域の存在が確認できる.

そこで, カオス状態を示す $\alpha = 0.95, \beta = 0.9$ に α, β を固定し, 代わりに h を動かした場合の結果が図 3.6 である. $h \ll 3.1$ に $\lambda_1 > 0$ となるカオス領域が確認できる. 以上の結果より, CR と SR のパラメータは $(I_1, I_2, \alpha, \beta) = (0.9, 0.7, 0.95, 0.9)$ を共通の設定とし, CR のパラメータ h はカオス状態となる $h = 3.1$ 付近の領域に設定する.

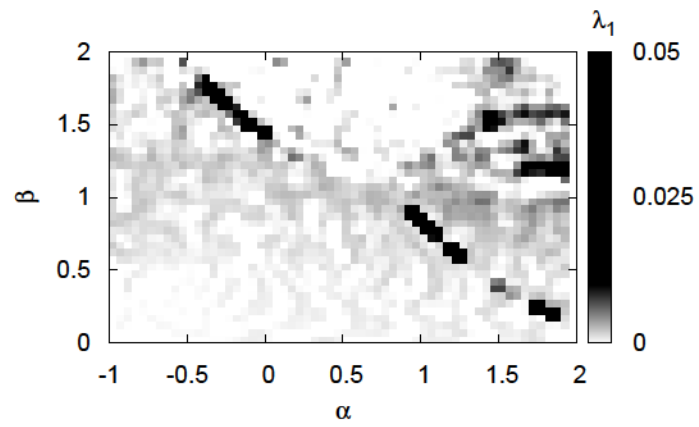


図 3.5 最大リアプノフ指数 λ_1 の α - β マップ. ($h = -3.1, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7$).

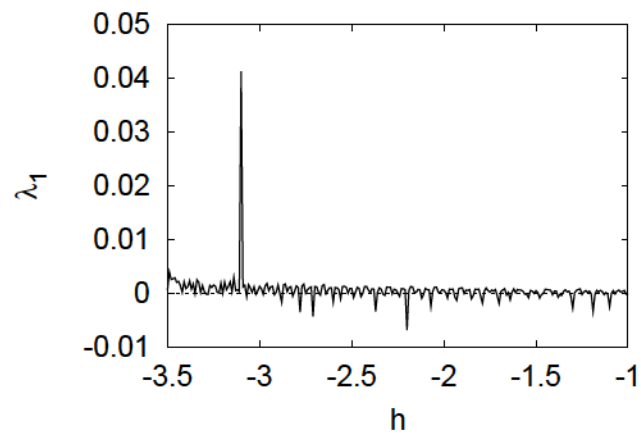


図 3.6 最大リアプノフ指数 λ_1 の h 依存性. ($\alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7$).

3.4 1ニューロン系での結果と評価

3.4.1 カオス共鳴の信号応答性能

3.4.1.1 カオス領域におけるシステム挙動

CRの信号応答性の評価を行う $h = 3.1$ 付近の領域における最大リアプノフ指数 λ_1 は図 3.7 となる. 図中の黒丸で示した各データポイントの時系列データが図 3.8 である. h の値が小さい側から (a) 周期発火, (b) カオスの発火, (c) 閾値下カオス振動 [51], (d) 閾値下周期振動となっており, カオス状態となる領域が周期発火と閾値下の周期振動の境界領域として出現していることが分かる.

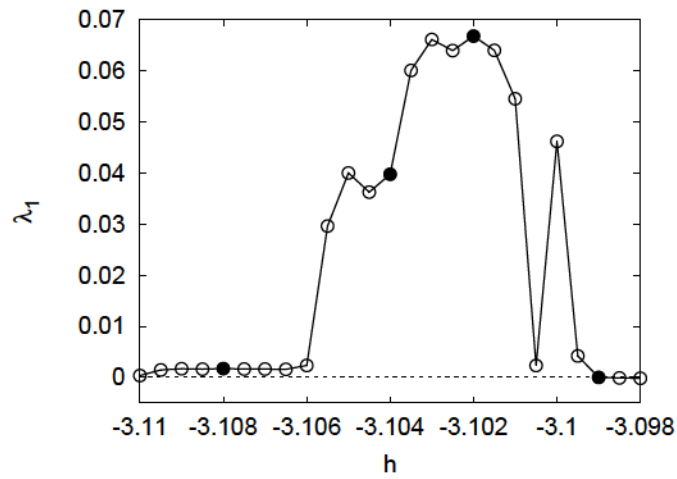


図 3.7 最大リアプノフ指数 λ_1 の h 依存性 (正領域付近). ($\alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7$).

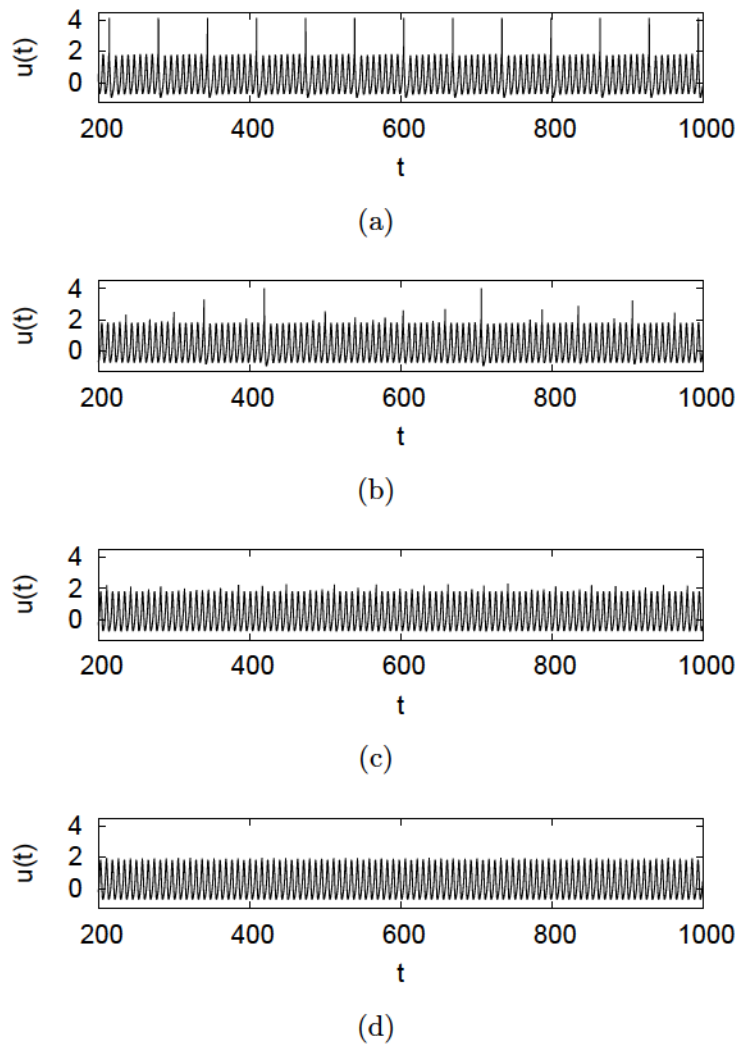


図 3.8 図 3.7 中の黒丸印によって示される $h = -3.108$ ((a) 周期発火), -3.104 ((b) カオス的発火), -3.102 ((c) 閾値下カオス振動), -3.099 ((d) 閾値下周期振動) における時系列 $u(t)$ の振舞い.

3.4.1.2 カオス共鳴の信号応答性能のパラメータ h 依存

図 3.9 は、パラメータ h を、図 3.7 で示したカオス領域とその近傍の値をとるように設定し、信号 $S(t)$ ($A = 10^{-3}$, $f_{st} = 10^{-2}$) を入力した場合の時系列 (左図) と、その時のサイクルヒストグラム (右図, 図中の破線は $S(t)$ を表す) である. 信号下でも周期発火状態にある $h = 3.108$ の場合, サイクルヒストグラムは平坦な形状となり, 信号に対する応答性は見られない. 一方, 信号下でカオス的な発火状態にある $h = 3.106, 3.104, 3.103, 3.102$ では, 時間遅れはあるが ($\tau \ll 30$), 入力信号に反応していることが, サイクルヒストグラムの形状から分かる. ただし, 非発火領域に近い

$h = 3.102$ でのカオス発火状態では発火頻度の減少が見られる。

次に、入力信号 $S(t)$ に対するこれらの応答を、相互相関係数 $\max_{\tau} C(\tau)$ と相互情報量 $MI(F; S)$ 、最大リアプノフ指数 λ_1 、逆コヒーレンス尺度 R 、 FSR を用いて評価し、そのパラメータ h 依存性を図 3.10 に示す。まず、図 (a) の $\max_{\tau} C(\tau)$ の値が高くなっている領域 ($3.106 \lesssim h \lesssim 3.102$) は図 (c) の $\lambda_1 > 0, R \gtrsim 0.4$ 、すなわちカオス状態で非周期的な発火が生じる状態に対応しているのが分かる。ただし、 $h > 3.102$ (図中の縦点線の右側) の領域は閾値下カオス振動の非発火状態であるため、 $\max_{\tau} C(\tau) = 0$ であるが $\lambda_1 > 0$ となっている。図 (b) の $MI(F; S)$ も、 $\max_{\tau} C(\tau)$ と同様に $\lambda_1 > 0, R \gtrsim 0.4$ の領域で 0.8 以上の高い値をとる。 $\max_{\tau} C(\tau)$ に比べて $MI(F; S)$ では、 $h \gtrsim 3.104$ で値が大きく低下している。これは、図 3.9 での $h = 3.104$ の場合のように、サイクルヒストグラムにおいて、発火頻度が 0 となる時間領域が多くなり、それによって f_1 の生起確率 $P(f_1)$ が占める割合が信号 S 側の $P(s_1)$ に比べて著しく高くなることによる。 $\max_{\tau} C(\tau)$ では、信号 $S(t)$ とサイクルヒストグラム $F(t)$ 自体の相関を平均値を基準に評価しているので、このような著しい低下は見られない。さらに、このような CR 応答領域 ($3.106 \lesssim h \lesssim 3.102$) の発火頻度を図 (d) の FSR で確認すると、実際の IO ニューロンにみられる 0.1 程度の低発火頻度となっている。

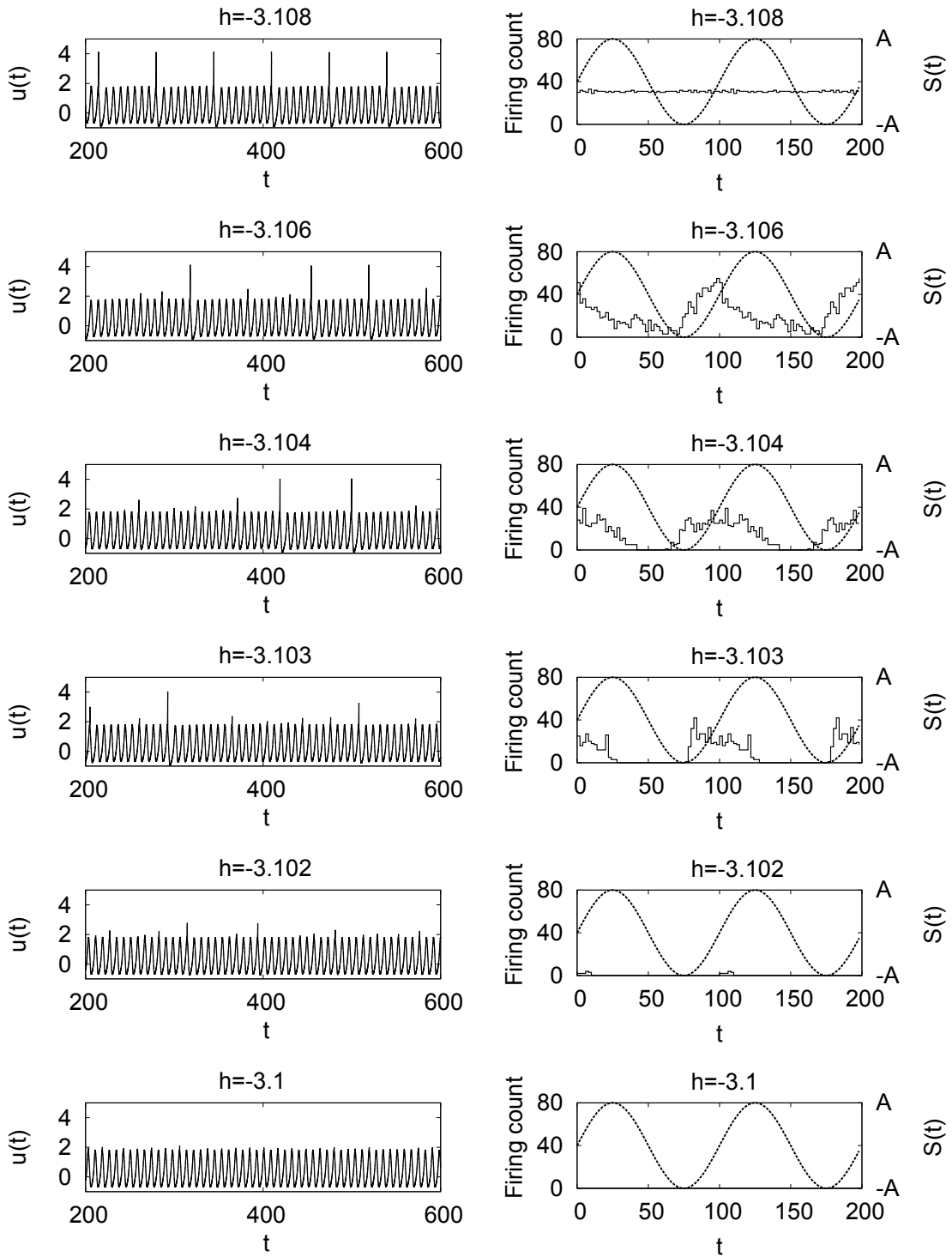


図 3.9 図 3.7 に示される h 領域での正弦波 $S(t)$ の入力時における $u(t)$ の時系列 (左図) とサイクルヒストグラム $F(t)$ (右図). ($A = 10^{-3}, f_{st} = 10^{-2}$).

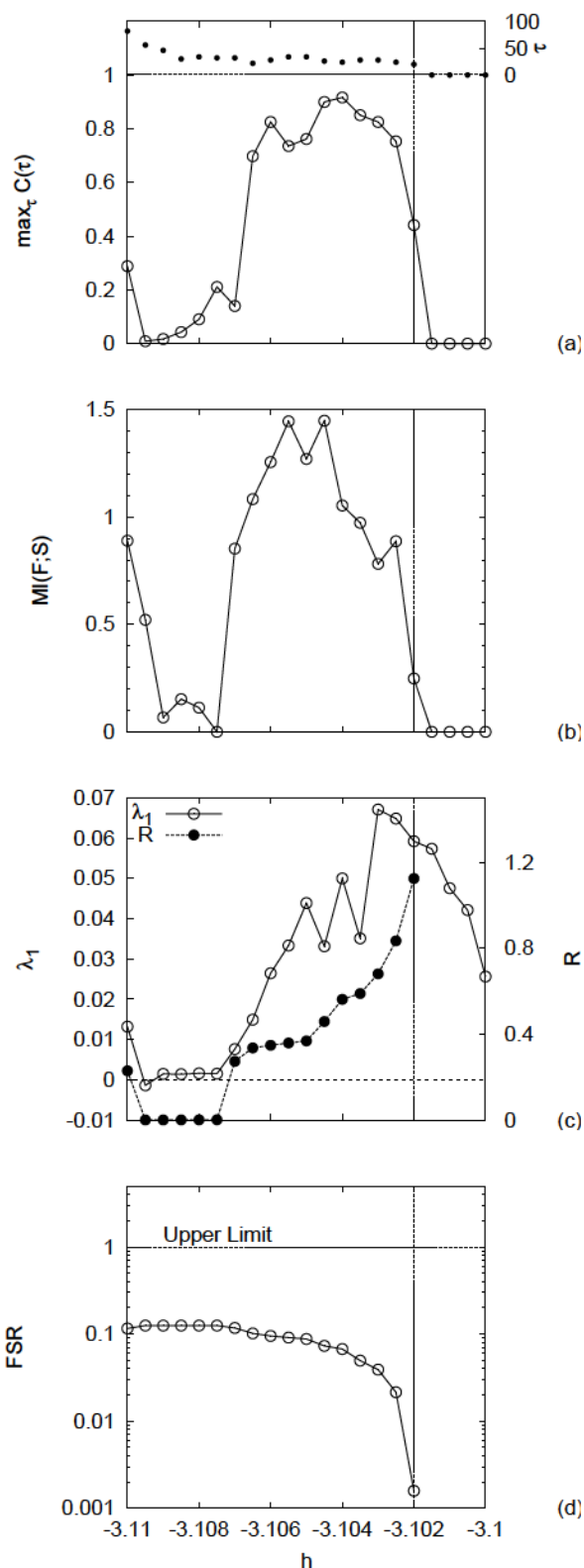


図 3.10 カオス共鳴における信号応答のパラメータ h 依存性. (a) $F(t)$ と $S(t)$ 間の相互相関係数 $\max_{\tau} C(\tau)$. (b) $F(t)$ と $S(t)$ 間の相互情報量 $MI(F;S)$. (c) 最大リアプノフ指数 λ_1 と逆コヒーレンス尺度 R . (d) FSR . ($A = 10^{-3}$, $f_{st} = 10^{-2}$).

3.4.1.3 信号強度依存

図 3.10 (a), (b) において, $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ がピークとなる $h = 3.1045$ にパラメータ h を固定し, CR の信号強度依存性の評価を行ったのが図 3.11 である. $\max_{\tau} C(\tau)$

(図 (a)) と $MI(F; S)$ (図 (b)) は共に $A = 10^{-3}$ 付近でピークをとり, その状態は, 図 (c) において $\lambda_1 \ll 0.04 > 0$, $R \ll 0.4$ であることから, カオス状態で非周期的な発火が保持されていることが分かる. さらに A が大きくなると, λ_1 と R が減少し, カオスの弱体化に伴う $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ の低下がみられる. このように, 適度な信号強度 (今の場合, $A = 10^{-3}$ 付近) において, 信号応答性の向上が確認できる. なお, 発火頻度の FSR については図 (d) から $FSR \ll 0.1$ であり低発火頻度状態が保持できていることが分かる.

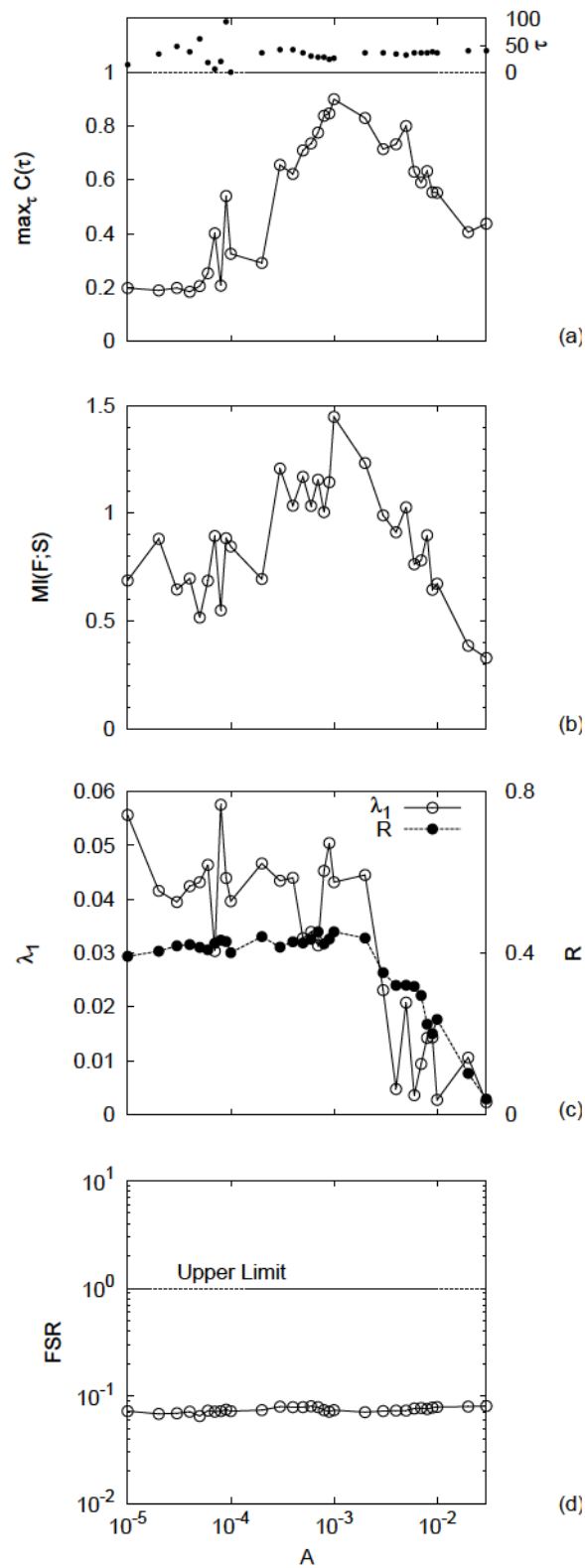


図 3.11 カオス共鳴における信号応答の信号強度 A 依存性. (a) $\max_{\tau} C(\tau)$. (b) $MI(F;S)$. (c) λ_1 と R . (d) FSR . ($h = -3.1045, f_{st} = 10^{-2}$).

3.4.1.4 信号周波数依存

パラメータ h を $h = -3.1045$ に、信号強度 A を図 3.11 (a),(b) において $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F;S)$ がピークとなる $A = 10^{-3}$ に固定し、CR の信号周波数 f_{st} 依存を調べた結果が図 3.12 である。図 (a) に示されるように、(3.21) 式の P_1 は $f_{st} = 10^{-2}$ 付近でピークとなる周波数特性を示す。この時、図 (b) に示されるように全周波数領域 ($10^{-3} \geq f_{st} \geq 10^{-1}$) でカオス性が保持 ($\lambda_1 > 0$) されている。このように CR は、特定の入力信号周波数において高い信号応答を示す共鳴現象の基本的な特性を持つことが分かる。

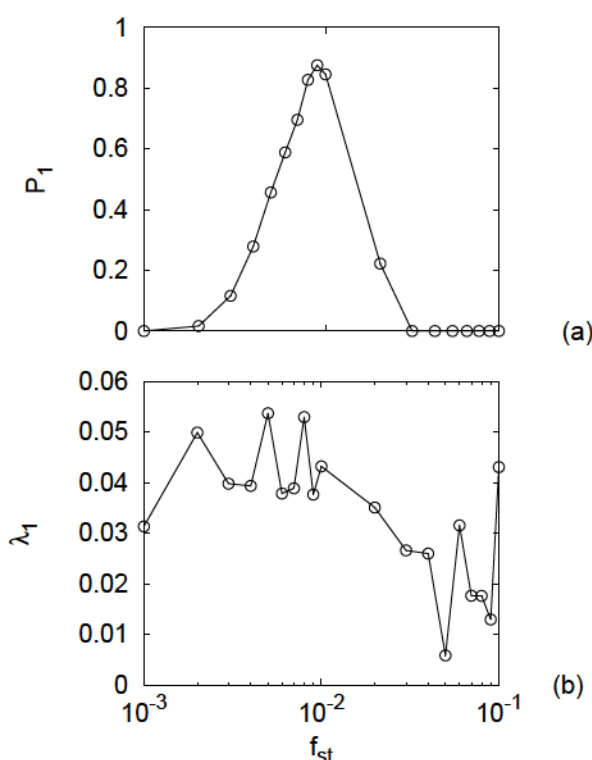


図 3.12 カオス共鳴における信号応答の信号周波数 f_{st} 依存性. (a) P_1 . (b) λ_1 . ($h = -3.1045, A = 10^{-3}$).

3.4.2 確率共鳴の信号応答性能

確率的ノイズによる従来の SR の信号応答性を (3.7) 式を用いて評価し、その時の発火頻度と閾値下振動状態の生理学的な妥当性を調べ、CR との比較を行う。図 3.13 は、CR 信号応答と SR 信号応答のそれぞれの場合における FSR と固有相関量 τ_c の散布図である。図中の白丸は (3.7) 式において入力信号のパラメータを $A = 10^{-1}, f_{st} = 10^{-2}$ に固定し SR を評価した場合の結果である。 h と D の $4 \geq h < 0, 10^{-3} \geq D < 10^0$ の領域におい

て、 h に対しては $\Delta h = 0.1$ の刻みで、 D に対しては各オーダー内を 10 等分の刻みで分割した合計 $40 \pm 30 = 1200$ ポイントを対象に、その内ノイズが未印加の場合に発火せず、かつ $\max_{\tau} C(\tau) > 0.7$ を満たす 175 ポイントがプロットされている。尚、図 3.13 中の点線より左側の領域 ($FSR < 0.2$) は、生理学的に妥当な低発火頻度の領域を示している。

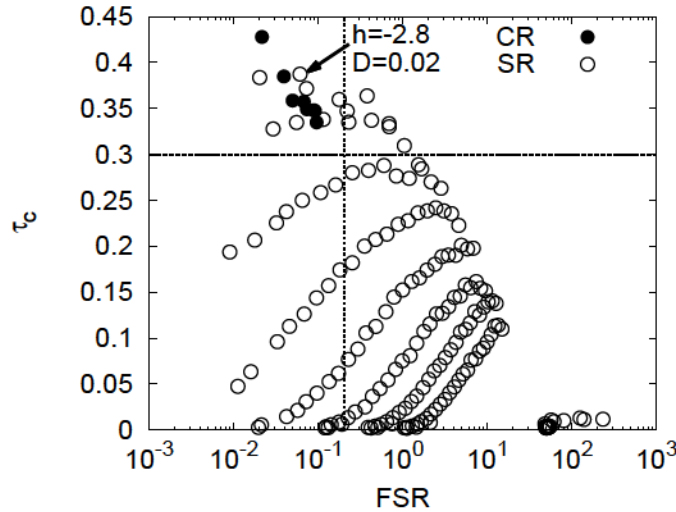


図 3.13 確率共鳴とカオス共鳴時 ($\max_{\tau} C(\tau) > 0.7$) における τ_c と FSR の散布図. (CR: $h = -3.1045, A = 10^{-3}, f_{st} = 10^{-2}$, SR: $A = 10^{-1}, f_{st} = 10^{-2}$).

次に、許容される固有相関量 τ_c の領域について述べる。図 3.14 はパラメータ h を $h = -2.8$ に設定した場合の SR における τ_c のノイズ強度 D 依存性である。 $D \geq 10^{-2}$ では、 τ_c は点線で示されたノイズフリー ($D = 0$) な場合と同程度 ($\tau_c \ll 0.44$) の値を保持するが、 $D \ll 10^{-2}$ で減少しはじめ $D \ll 3 \pm 10^{-1}$ で 0 に至る。さらに、図中の黒丸で示された D 値の場合の $u(t)$ の時系列を図 3.15 に示すと、閾値下振動状態は $D = 10^{-3}$ (図 (a)) では整っているが、 $D = 2 \pm 10^{-2}$ (図 (b)), 5 ± 10^{-2} (図 (c)), 10^{-1} (図 (d)) のように D の増加にしたがって乱れていくことが分かる。生理学的に許容されるレベル [45] としては、図 (b) の $D = 2 \pm 10^{-2}$ の場合の程度で、この場合の τ_c は $\tau_c \ll 0.38$ となる。以下では τ_c の下限値を $\tau_c = 0.3$ に設定する。この結果から図 3.13 中破線の上側の領域が生理学的に妥当な閾値下振動状態となる。

このように、SR は図 3.13 中の 175 ポイントの中で生理学的に妥当な低発火頻度で閾値下振動状態が維持されるのは、 $FSR < 0.2$ かつ $\tau_c > 0.3$ となる左上の領域の、 $(h, D) = (2.8, 2 \pm 10^{-2}), (2.7, 3 \pm 10^{-2}), (2.6, 3 \pm 10^{-2}), (2.5, 3 \pm 10^{-2}), (2.4, 4 \pm 10^{-2}), (2.3, 4 \pm 10^{-2}), (2.2, 4 \pm 10^{-2})$ の 7 ポイントに限定される。

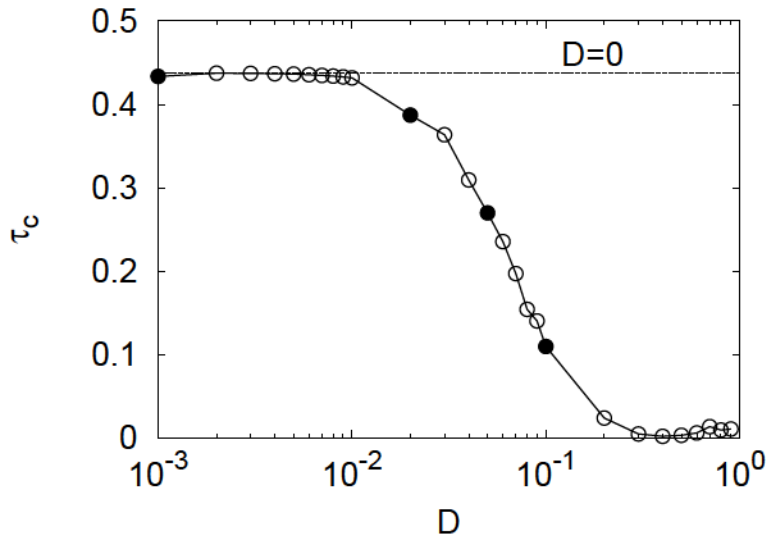


図 3.14 確率共鳴における τ_c のノイズ強度 D 依存. ($h = -2.8, A = 10^{-1}, f_{st} = 10^{-2}$).

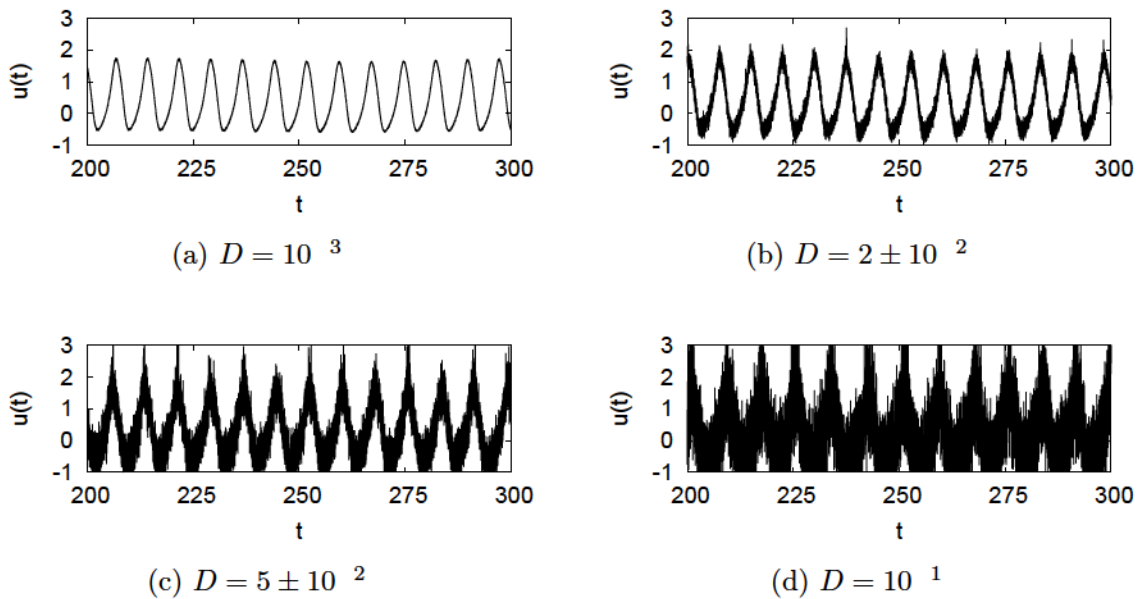


図 3.15 図 3.14 中の黒丸印に対応したノイズ強度 D での $u(t)$ 時系列. ($h = -2.8, A = 10^{-1}, f_{st} = 10^{-2}$).

SRにおいて、低発火頻度で、かつ閾値下振動状態を維持できるこれらの7ポイントから $(h, D) = (2.8, 2 \pm 10^{-2}), (2.5, 3 \pm 10^{-2})$ の2つの場合を選び、それらの h 値を固定して信号応答のノイズ強度 D 依存を調べたのが図 3.16 である。図 (a), (b) の $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ は $D \ll 4 \pm 10^{-2}$ でピークを持つ SR 信号応答性を示す。なお、 $D \gtrsim 2 \pm 10^{-1}$ で $MI(F; S) \ll 0$ となるのは、ノイズの増加で発火頻度が大きく上昇し、そのためサイクル

ヒストグラムにおける最大値を含む事象 f_{10} への集中が起こるからである ($P(f_{10}) \simeq 1$). 次に, 図 (c) における τ_c の D 依存をみると, $D \ll 4 \pm 10^{-2}$ まで $\tau_c > 0.3$ を維持していることから, $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ のピーク付近まで ($D \lesssim 4 \pm 10^{-2}$) においては閾値下振動状態の乱れは許容できることが分かる. しかし, 図 (d) の FSR の D 依存では, $FSR < 0.2$ の条件を満たす D は, $h = 2.8$ の場合においては $D = 2 \pm 10^{-2}$, $h = 2.5$ では $D = 3 \pm 10^{-2}$ 付近の狭い範囲に限定される.

最後に, 3.4.1.2 での図 3.10 における CR 信号応答の内, $\max_{\tau} C(\tau) > 0.7$ となるポイントに対して, その FSR と τ_c をプロットしたのが図 3.13 中の黒丸 (8 ポイント) である. CR ではこれら 8 ポイント全てが, 低発火頻度で閾値下振動状態が維持される図 3.13 中の左上の生理学的に妥当な領域に収まる.

このように, CR 信号応答を示すパラメータ領域は低発火頻度と閾値下振動状態の維持の両者を満たすが, SR 信号応答を示すパラメータ領域はこれらの条件でその許容領域が著しく限定される.

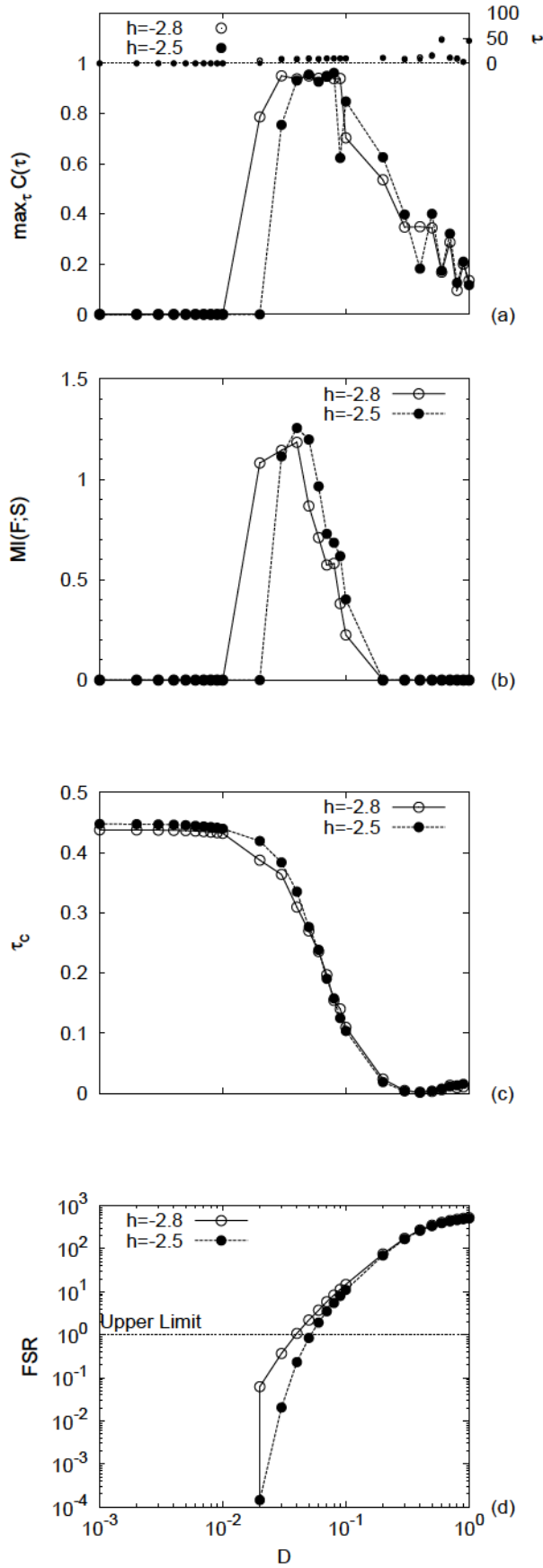


図 3.16 確率共鳴における信号応答のノイズ強度 D 依存性. (a) $\max_{\tau} C(\tau)$, (b) $MI(F;S)$, (c) τ_c , (d) FSR . ($A = 10^{-1}$, $f_{st} = 10^{-2}$)

3.5 ニューロン結合系での結果と評価

3.5.1 カオス共鳴の信号応答性能

3.5.1.1 電気シナプス結合強度 J 依存

本節では、図 3.8 で示した単体では周期発火状態 ($h = 3.108$) となる IO ニューロンを電気シナプスで結合させた場合における決定論的な信号応答性の評価を行う。図 3.17 はノイズ・フリーな環境 ($D = 0$) で微弱信号 ($A = 10^{-3}$, $f_{st} = 0.01$) を入力した場合の膜電位 u_1 (左図) とサイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ (右図) である。 $J = 10^{-5}$ ((a)) の場合、ニューロンは外部信号 $S(t)$ とは無関係に発火しており、サイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ は信号 $S(\tilde{t})$ に対して応答していない。しかしながら、電気シナプス結合強度 J を適当な強度 $J = 4 \pm 10^{-4}$ ((b)) に増加させると、ニューロンの発火が不規則になり、サイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ が時間遅れ τ を持って信号 $S(\tilde{t})$ に応答することが確認できる。この適切な J 値の領域を超えると、ニューロン結合系は信号に対する応答性を失う。

次に、このような信号応答性の J 依存性を 3.3.1 節で導入した評価尺度を用いて調べる。図 3.18 に $\max_{\tau} C(\tau)$ ((a)) と $MI(F; S)$ ((b)), K ((c)), FSR の全ニューロンの平均値 ((d)), λ_1 ((e)) の J 依存を示す。 $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ は $J = 4 \pm 10^{-4}$ 付近で、それぞれ 0.9 と 1.3 程度のピーク値を持つ。この領域における発火率は現実的な低発火頻度 ($FSR \ll 0.1$) で、それぞれのニューロンは非同期的に発火 ($K \ll 0.2$) し、ニューロン結合系がカオス状態 ($\lambda_1 > 0$) となっていることが確認できる。

以上の結果から、適切な電気シナプス結合 J がニューロン結合系における非同期的なカオス的発火を誘導し、そのような発火活動が微弱信号 $S(t)$ への信号応答性を高めるといふ CR 的信号応答が生じていることが確認された。

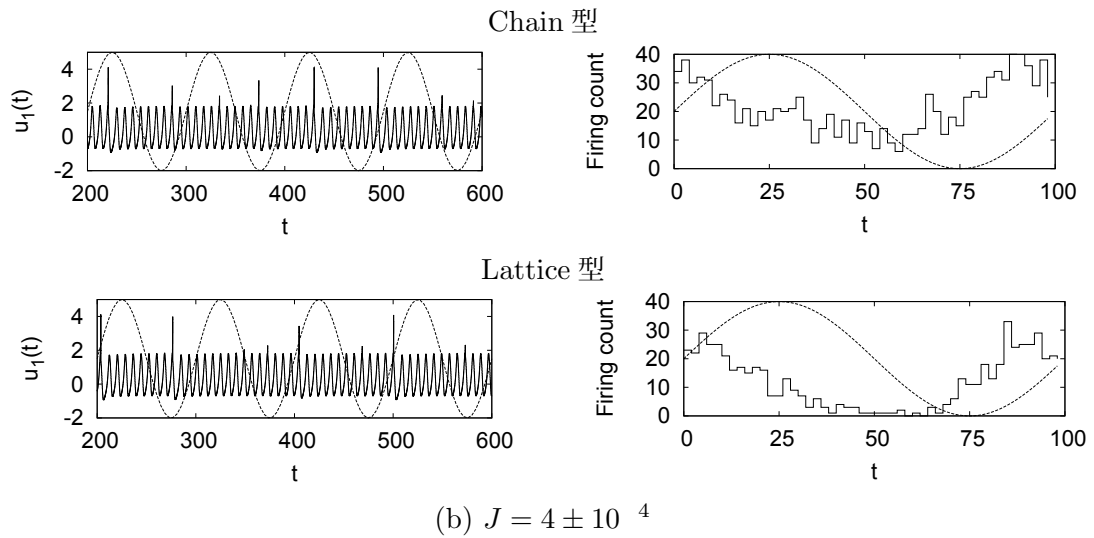
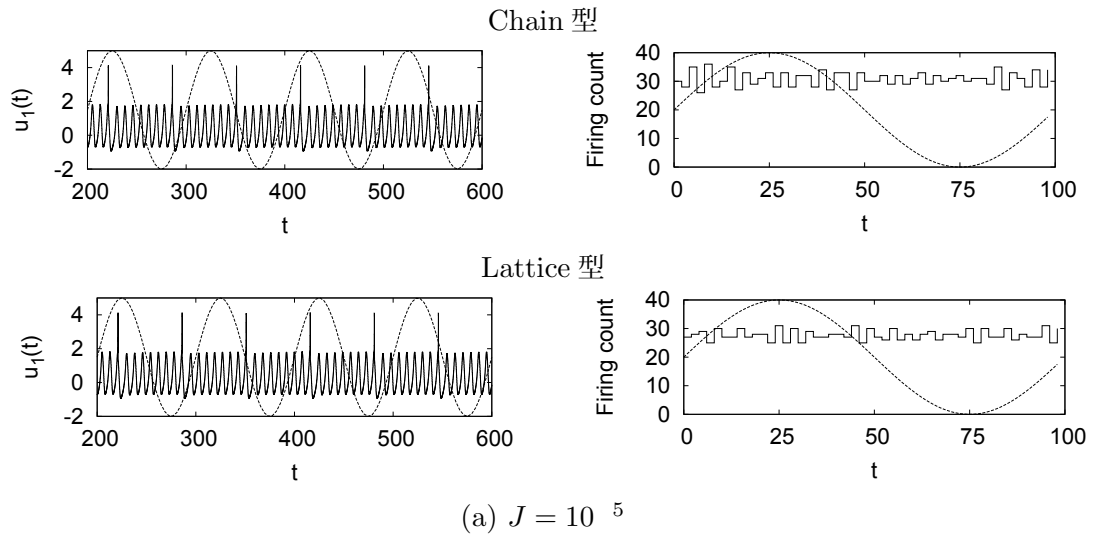


図 3.17 正弦波 $S(\hat{t})$ (点線) 入力時の膜電位 $u_1(t)$ の時系列 (左図) と対応するサイクルヒストグラム $F(\hat{t})$ (右図). (a) 電気シナプス強度 $J = 10^{-5}$ の場合, (b) $J = 4 \times 10^{-4}$ の場合 ($h = -3.108, \alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, f_{st} = 0.01, A = 10^{-3}$)

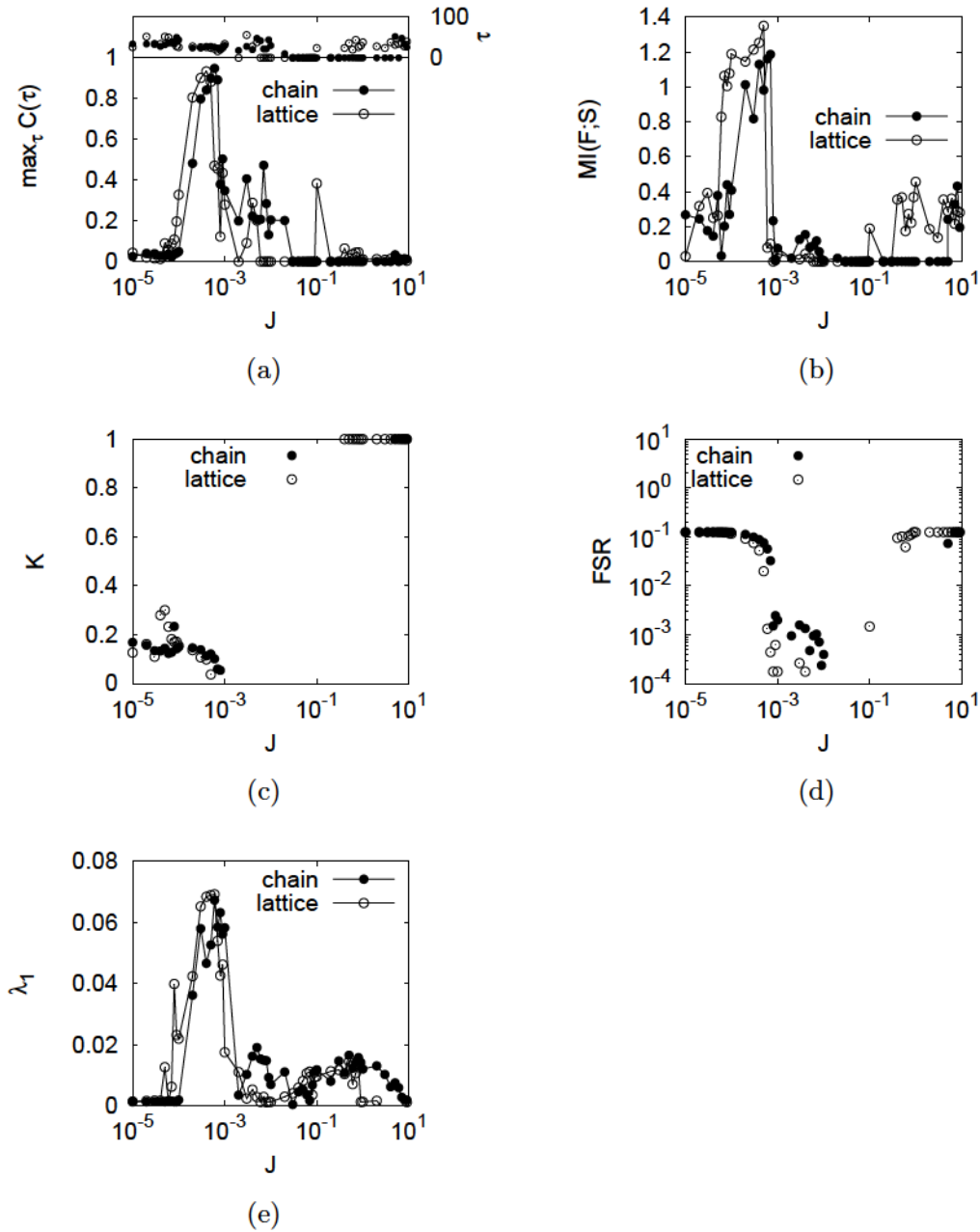
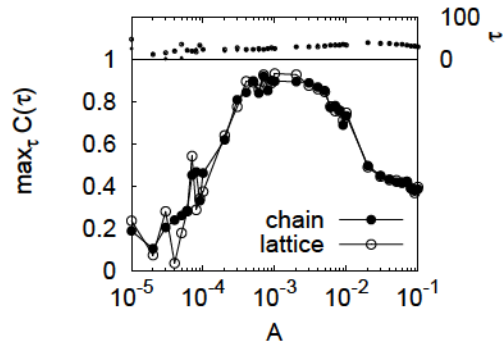


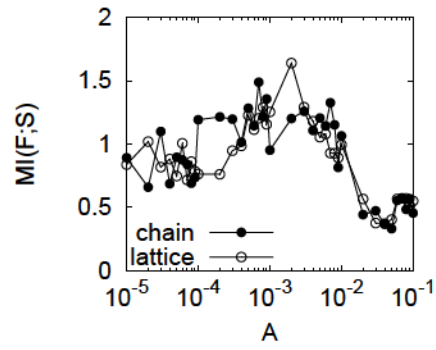
図 3.18 カオス共鳴における信号応答性の電気シナプス結合強度 J 依存. (a) $F(\tilde{t})$ と $S(\tilde{t})$ 間の相互相関 $\max_{\tau} C(\tau)$. (b) $F(\tilde{t})$ と $S(\tilde{t})$ 間の相互情報量 $MI(F;S)$. (c) コヒーレンス尺度 K . (d) 発火回数対閾値下振動回数 FSR . (e) 最大リアプノフ指数 λ_1 . ($h = -3.108, \alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, f_{st} = 0.01, A = 10^{-3}$)

3.5.1.2 信号強度依存

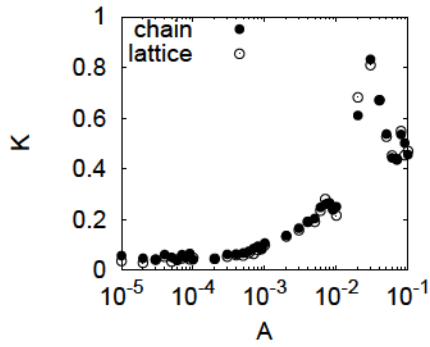
図 3.18 (a), (b) において, $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ がピークとなる $J = 6 \pm 10^{-4}$ (chain 型) と $J = 4 \pm 10^{-4}$ (lattice 型) にそれぞれ電気シナプス結合強度 J を固定し, CR の信号強度依存性の評価を行ったのが図 3.19 である. $A = 10^{-5}$ では, $\max_{\tau} C(\tau)$ (図 (a)) と $MI(F; S)$ (図 (b)) の値はそれぞれ 0.2 と 1.0 程度で信号応答性は低い, A の増加に伴って, $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ はそれぞれ増加し, $A \ll 10^{-3}$ でピーク値を持つ. そして, その領域においては低発火頻度 ($FSR \ll 0.1$ (図 (c))) と非同期発火 ($K \ll 0.2$ (図 (d))), カオス状態 ($\lambda_1 \ll 0.07 > 0$ (図 (e))) が保持されている. しかし, 信号強度が更に強まると ($A \gtrsim 10^{-3}$), ニューロン結合系は周期的な同期発火状態 ($\lambda_1 \simeq 0, K \simeq 0.8$) に移行し, それに伴って, $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ は減少することが確認できる.



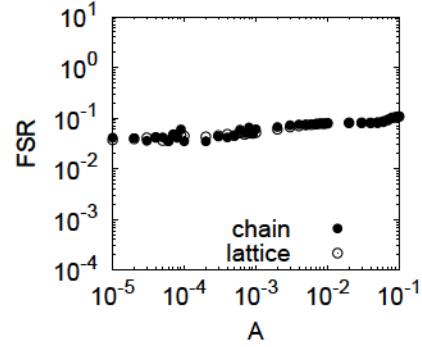
(a)



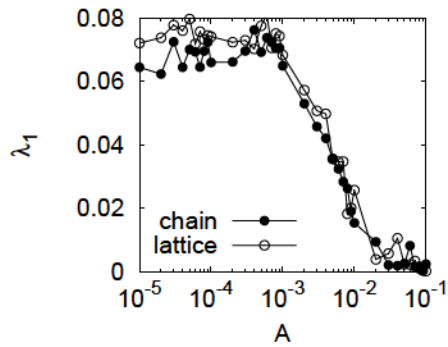
(b)



(c)



(d)

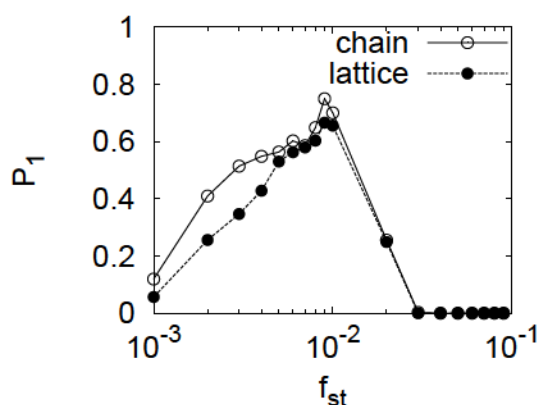


(e)

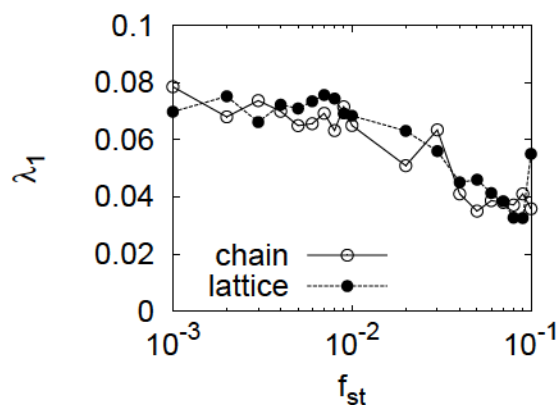
図 3.19 カオス共鳴における信号応答性の信号強度 A 依存. (a) $\max_{\tau} C(\tau)$. (b) $MI(F;S)$. (c) K . (d) FSR . (e) λ_1 . ($h = -3.108, \alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, f_{st} = 0.01, J = 4 \times 10^{-4}$ (lattice 型), $J = 6 \times 10^{-4}$ (chain 型))

3.5.1.3 信号周波数依存

次に、電気シナプス結合強度 J を $J = 6 \pm 10^{-4}$ (chain 型), 4 ± 10^{-4} (lattice 型) に、信号強度 A を図 3.19 (a),(b) において $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ がピークとなる $A = 10^{-3}$ に固定し、CR の信号周波数 f_{st} 依存を調べた結果が図 3.20 である。図 (a) に示されるように、(3.21) 式の P_1 は $f_{st} = 10^{-2}$ 付近でピークとなる周波数特性を示す。この時、図 (b) に示されるように全周波数領域 ($10^{-3} \geq f_{st} \geq 10^{-1}$) でカオス性が保持 ($\lambda_1 > 0$) されている。このように、3.4.1.4 節で示した 1 ニューロン系における CR の信号周波数依存と同様に、電気シナプス結合強度の調整で誘導されるニューロン結合系における CR においてもほぼ同様の信号周波数特性が得られることが分かる。



(a)



(b)

図 3.20 カオス共鳴における信号応答の信号周波数 f_{st} 依存性. (a) P_1 (3.21 式). (b) λ_1 . ($h = -3.108, \alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, A = 10^{-3}, J = 4 \times 10^{-4}$ (lattice 型), $J = 6 \times 10^{-4}$ (chain 型))

3.5.2 確率共鳴の信号応答性能

確率的ノイズによる従来の SR の信号応答性を chain 型の場合は (3.10) 式, lattice 型の場合は (3.11) 式を用いて評価し, その時の閾値下振動状態と発火の同期性, 発火頻度の生理学的な妥当性を調べ, CR との比較を行う. 図 3.21 は, CR 信号応答と SR 信号応答のそれぞれの場合における K と固有相関量 $\bar{\tau}_c$ の散布図で, 図 (a) が chain 型の. 図 (b) が lattice 型の結果をそれぞれ示している. 図中の白丸は入力信号のパラメータを $A = 10^{-1}, f_{st} = 10^{-2}$ に固定し, SR を評価した場合の結果である. パラメータ h と D, J 値はそれぞれ $h = 4, 3.5, \infty, 0.5, J = 10^m$ ($m = 5, 4, \infty, 0$), $10^{-3} \geq D < 10^0$ (各オーダー内を 10 等分の刻みで分割) に設定し, 合計 1440 ポイントを対象に評価を行った. そして, 以下の条件を満たす, chain 型と lattice 型の場合で両者共 28 ポイントがプロットされている.

1. 高い信号応答性を持つ ($\max_{\tau} C(\tau) > 0.7$).
2. 低発火頻度を維持 ($0.01 < FSR < 0.2$).
3. ノイズ未印加の場合に周期状態 ($\lambda_1 \ll 0$) で, 非発火状態を取る.

次に, 許容される固有相関量 $\bar{\tau}_c$ の領域について述べる. 図 3.22 はパラメータ h を $h = 2.5$ に電気シナプス結合強度 J を $J = 10^{-3}$ 設定した場合の SR における $\bar{\tau}_c$ のノイズ強度 D 依存性である. $D \geq 1 \pm 10^{-2}$ では, $\bar{\tau}_c$ は点線で示されたノイズフリー ($D = 0$)

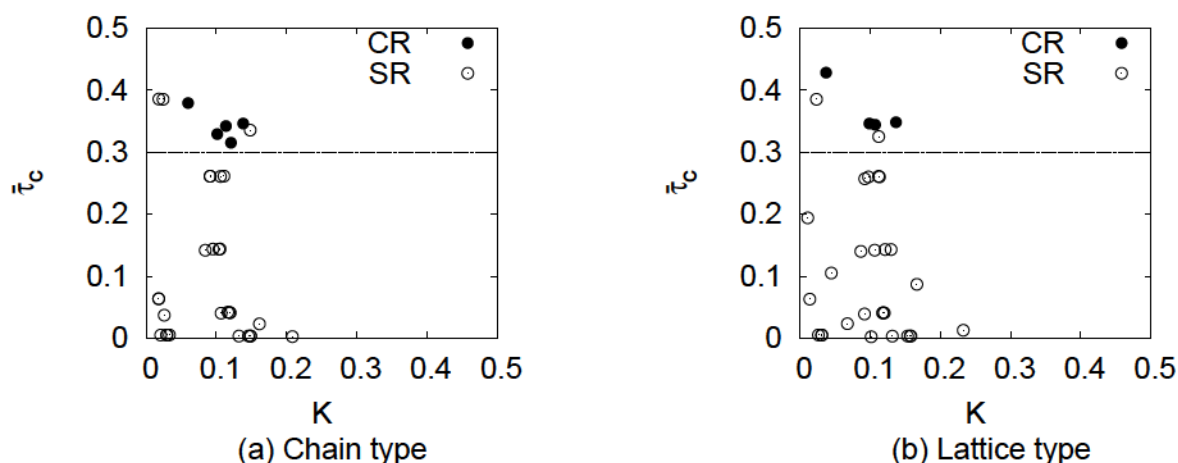


図 3.21 高い信号応答性 ($\max_{\tau} C(\tau) > 0.7$) と低発火頻度状態 ($0.01 < FSR < 0.2$) を満たす確率共鳴とカオス共鳴時の K と $\bar{\tau}_c$ の散布図. (a) Chain 型. (b) Lattice 型. (CR: $h = -3.108, \alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, f_s = 0.01, A = 10^{-3}$. SR: $\alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, f_{st} = 0.01, A = 10^{-1}$)

な場合と同程度 ($\tau_c \ll 0.44$) の値を保持するが、 $D \ll 10^{-2}$ で減少しはじめ $D \ll 3 \times 10^{-1}$ で 0 に至る。さらに、図中の黒丸で示された D 値の場合の $u_1(t)$ の時系列を図 3.23 に示すと、閾値下振動状態は $D = 1 \times 10^{-3}$ (図 (a)) では整っているが、 $D = 3 \times 10^{-2}$ (図 (b)), 5×10^{-2} (図 (c)), 10^{-1} (図 (d)) のように D の増加にしたがって乱れていくことが分かる。生理学的に許容されるレベル [45] としては、図 (b) の $D = 3 \times 10^{-2}$ の場合の程度で、この場合の τ_c は $\tau_c \ll 0.38$ となる。以下では τ_c の下限値を $\tau_c = 0.3$ に設定する。この結果から図 3.21 中破線の上側の領域が生理学的に妥当な閾値下振動状態となる。

このように、SR は図 3.21 中の chain 型と lattice 型の場合のそれぞれの 28 ポイントの内で生理学的に妥当な低発火頻度で閾値下振動状態が維持されるのは、chain 型の 3 点と $(J, D, h) = (10^{-4}, 0.03, 2.5), (10^{-3}, 0.03, 2.5), (10^{-2}, 0.04, 2.5)$ (図 (a)) と lattice 型の 2 点 $(J, D, h) = (10^{-5}, 0.03, 2.5), (10^{-5}, 0.04, 2.5)$ (図 (b)) に限定される。

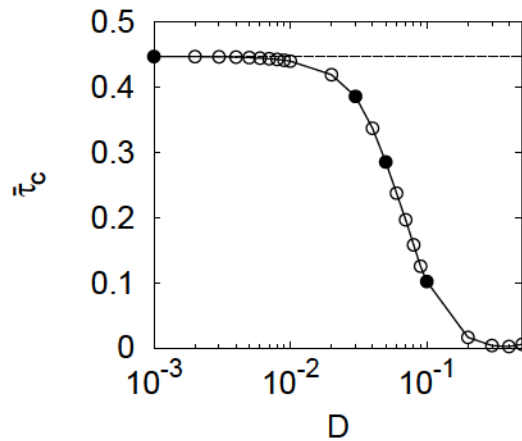


図 3.22 Chain 型ニューロン結合系における確率共鳴時の τ_c のノイズ強度 D 依存. ($\alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, h = -2.5, f_{st} = 0.01, A = 10^{-1}$)

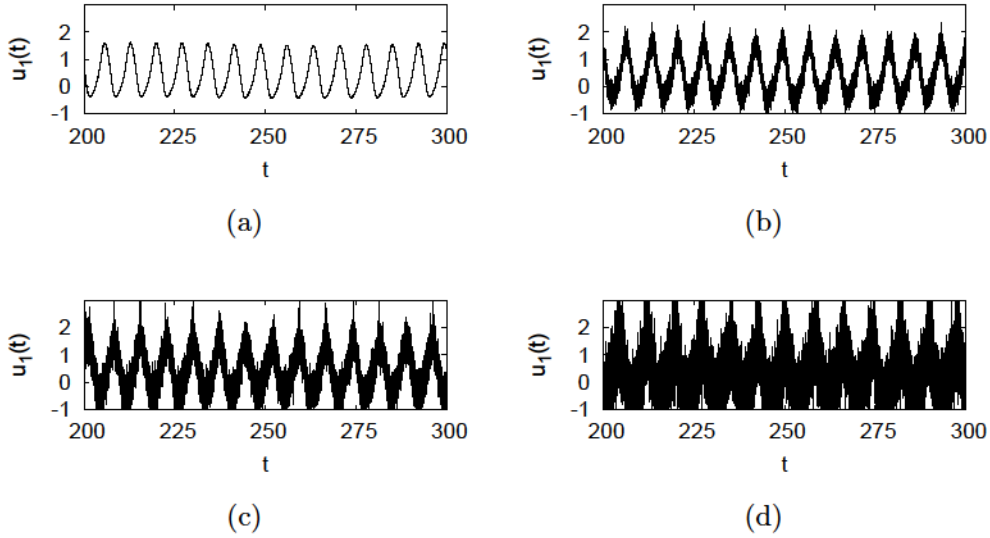


図 3.23 図 3.22 中の黒丸印に対応したノイズ強度 D ((a) $D = 1 \times 10^{-3}$, (b) $D = 3 \times 10^{-2}$, (c) $D = 5 \times 10^{-2}$ (d) $D = 1 \times 10^{-1}$) での $u_1(t)$ 時系列. ($\alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, h = -2.5, f_{st} = 0.01, A = 10^{-1}$)

次に、上で述べた低発火頻度で閾値下振動状態を保持する 5 点について信号応答性のノイズ強度 D 依存性を図 3.24 に示す. 図 (a), (b) の $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ は $D \ll 5 \pm 10^{-2}$ でピークを持つ SR 信号応答性を示す. この領域付近では、 $\bar{\tau}_c$ (図 (e), (f)) と K (図 (g), (h)) はそれぞれ $\bar{\tau}_c \ll 0.3$, $K \ll 0.4$ の値を取る、つまり、ニューロン結合系はかろうじて閾値下振動状態と非同期発火を維持できている. しかし、低発火頻度 ($FSR < 0.2$) が保持される領域は $D \ll 4 \pm 10^{-2}$ に限定される.

最後に、3.5.1.1 での図 3.18 における CR 信号応答の内、 $\max_{\tau} C(\tau) > 0.7$ と $0.01 < FSR < 0.2$ なるポイントに対して、その K と $\bar{\tau}_c$ をプロットしたのが図 3.21 (a) 中の 5 ポイントの黒丸 (chain 型) と図 (b) 中の 4 ポイントの黒丸 (lattice 型) である. CR ではこれら 9 ポイント全てが、 $K < 0.15$ と $\bar{\tau}_c > 0.3$ の領域、つまり非同期発火状態で閾値下振動状態が維持される領域に収まる.

このように、CR 信号応答を示すパラメータ領域は非同期発火と低発火頻度、閾値下振動状態維持の 3 つの条件を満たすが、SR 信号応答を示すパラメータ領域はこれらの条件でその許容領域が著しく限定される.

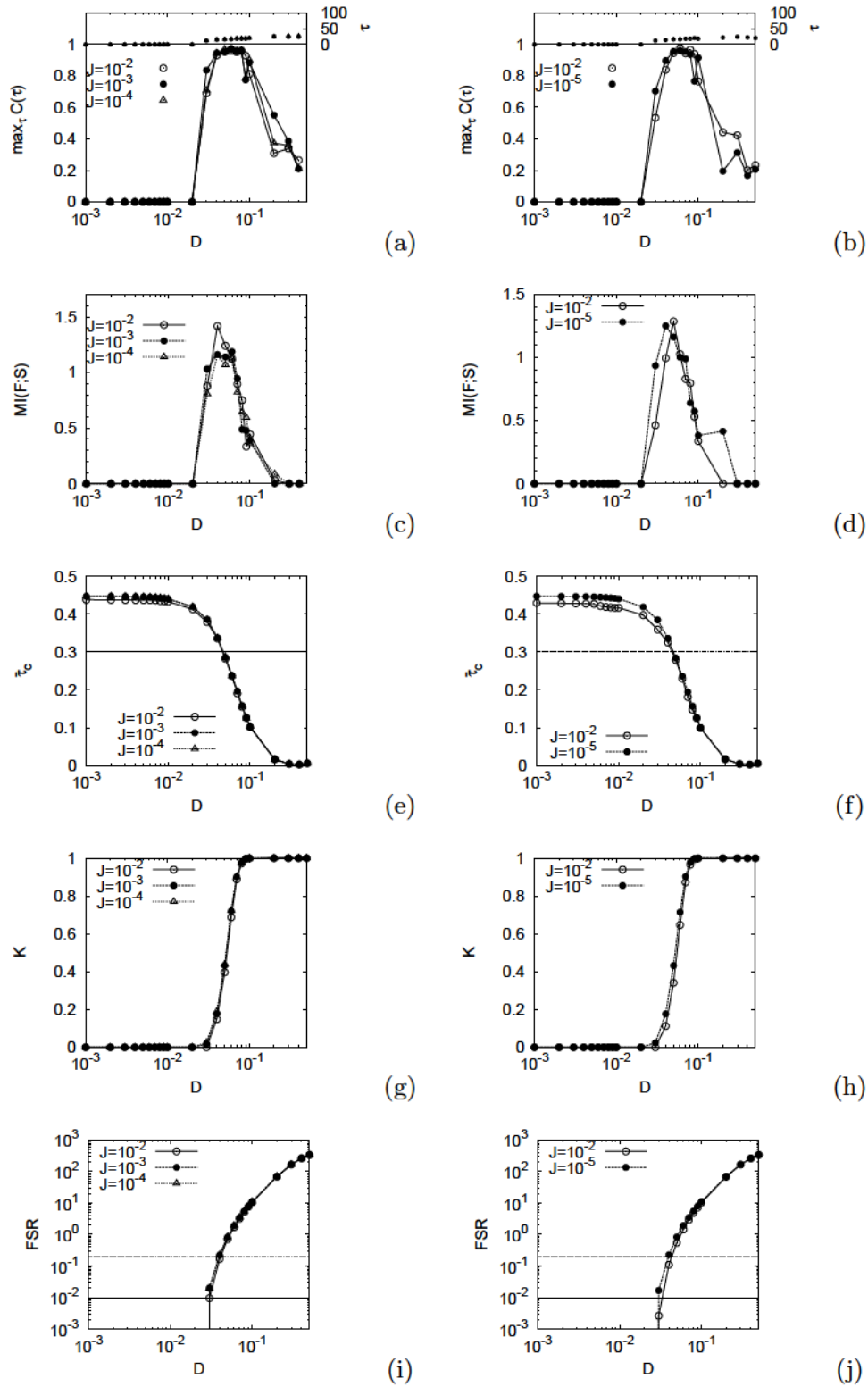


図 3.24 確率共鳴における信号応答のノイズ強度 D 依存性. (a), (b) $\max_{\tau} C(\tau)$. (c), (d) $MI(F;S)$. (e), (f) $\bar{\tau}_c$. (g), (h) K . (i), (j) FSR . ($\alpha = 0.95, \beta = 0.9, I_1 = 0.9, I_2 = -0.7, h = -2.5, f_{st} = 0.01, A = 10^{-1}$)

3.6 まとめ

本稿では、HH型のコンパートメントモデルより単純でありながら、IOニューロンの主要な膜電位の振舞いを再現できる Velarde-Llinás IOニューロンモデルに着目し、単体のIOニューロンとIOニューロンの結合系を対象に生理学的に妥当な低発火頻度及び閾値下振動状態と非同期発火状態の維持という条件下で、その正弦波入力に対する応答性をCRとSRの観点から評価した。その結果、CR信号応答性はこの条件下で高い性能を保持することが確認された。一方、SRの信号応答性においては、この条件を満たすパラメータ領域は著しく限定され、CRの場合のような高い信号応答領域とこの条件との整合性は見られなかった。このことは、実際のIO核においては、確率的ノイズではなく、カオスによって信号応答性の向上が担われている、すなわちCRが機能している可能性を示唆するものと考えられる。

本章で取り上げた Velarde-Llinás IOニューロンモデルは多数のパラメータが存在し、個々のパラメータ値を変更するとそれに応じて挙動が変化する。このことから、上記の一連の結果は微妙なパラメータ設定による特殊なケースではないかとする危惧も生じる。しかし、あるパラメータを変更した場合（例えば、 α, β を変更した場合）、それに応じた適当なオーダーパラメータ（例えば、 h ）値領域において、上記と同様の結果が得られることをシミュレーションによって確認できている。このことから、本研究での一連の結果はある程度の一般性を有していると言える。

第4章 スパイキングニューロン系におけるカオス共鳴的 信号応答性能

本章では、実験的に確認されている主要な発火パターンを再現でき、その発火パターンの多様性が高いモデルとして注目されている Izhikevich ニューロンモデルを取り上げ、そのカオス共鳴 (Chaotic Resonance: CR) 的信号応答性について検討を行う。

4.1 はじめに

Hodgkin-Huxley (HH) モデルは、細胞膜のキャパシタンスやイオンチャネルのレジスタンス特性を記述することで、ニューロダイナミクスを再現する最も重要なモデルとして知られている。しかし、その複雑さからこれまでに、Integrate-and-fire ニューロンモデルや FitzHugh-Nagumo ニューロンモデルのように、細胞膜のキャパシタンスやイオンチャネルのレジスタンス特性ではなく細胞膜の振舞い（発火活動）に着目した HH モデルよりも単純なモデルが提案されている。そのようなモデルの中で、Izhikevich ニューロンモデルは、実験的に確認されている主要な発火パターンを再現し、その多様性が最も高いモデルとして注目されている [22,23].

既に2章と3章において、それぞれ cubic 離散写像システムと Velarde-Llinás IO ニューロンシステムにおける CR 的信号応答性について検討してきた。本章では、この Izhikevich ニューロンモデルを対象に CR 的信号応答性についての検討を行う。まず、Izhikevich ニューロンモデルのような発火後のリセット状態により、システムの状態が跳躍するようなシステムでもカオス性の評価が可能な、Poincaré 断面 (PS) 上におけるリアプノフ指数 (PS-リアプノフ指数) を導入する。次に PS-リアプノフ指数によって、Izhikevich ニューロンモデルにおけるカオス状態の分類を行い、各カオス状態における CR 信号応答性について評価を行う [30–32].

4.2 モデルと評価手法

4.2.1 Izhikevich ニューロンモデル

Izhikevich ニューロンモデルは (4.1),(4.2) 式の2変数の常微分方程式で表される。発火後は v, u の値を (4.3) 式に従うリセット動作により設定する。

$$\dot{v} = 0.04v^2 + 5v + 140 - u + I \quad (4.1)$$

$$\dot{u} = a(bv - u) \quad (4.2)$$

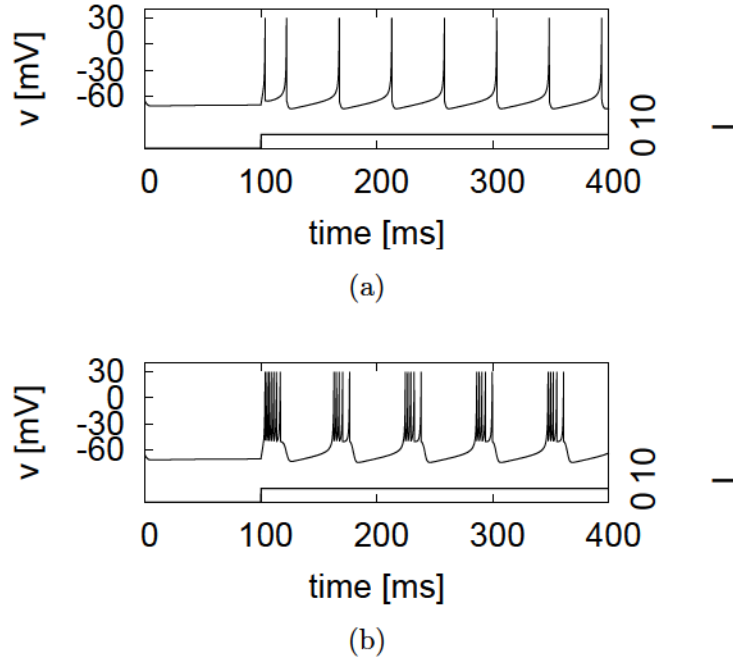


図 4.1 Izhikevich ニューロンモデルにおける発火パターン. (a) Regular spiking (RS) ($a = 0.02, b = 0.2, c = -65, d = 8$), (b) Chattering (CH) ($a = 0.02, b = 0.2, c = -50, d = 2$).

$$\text{if } v \sim 30[\text{mV}], \text{ then } \begin{cases} v \rightarrow c \\ u \rightarrow u + d \end{cases} \quad (4.3)$$

ここで、 v はニューロンの膜電位を、 u は membrane recovery 変数を表しており、時間の単位はそれぞれ、[mV] と [ms] である。 I は直流入力成分で、パラメータ a と b は時定数と u の感度をそれぞれ表している。シミュレーションでは、オイラー法によって時間幅 $\Delta t = 10^{-4}$ [ms] の精度で差分を行う。このモデルによる発火活動の再現例として、図 4.1 に図下部のような入力 I が与えられた場合の $v(t)$ の時系列を示す。図 (a) はパラメータを $a = 0.02, b = 0.2, c = -65, d = 8$ に設定した場合の $v(t)$ の時系列である。直流電流 $I = 10$ が入力された直後に発火間隔の短い数発の発火が起こり、その後、発火間隔の長い発火 ($\ll 50$ [ms]) が持続することが確認できる。このような発火活動は、大脳皮質における主要なニューロンの発火パターンである regular spiking (RS) の特徴と一致する。また大脳皮質には、RS のような脱分極によって単一の発火が生成される発火活動だけでなく、複数の発火から構成されるバースト発火を起こすニューロンも存在している。図 4.1 (b) はパラメータを $a = 0.02, b = 0.2, c = -50, d = 2$ に設定した場合の $v(t)$ の時系列である。直流電流 $I = 10$ が入力された直後からバースト発火が持続する様子が観察される。このようなバースト発火の特性は、大脳皮質における chattering (CH) ニューロンの発火特性と一致している。

CR の信号応答評価を行う場合の信号入力については, (4.4) 式に従って, 微弱な入力信号 $S(t) = A \sin 2\pi f_0 t$ ($f_0 = 0.1$) を印加する.

$$v = 0.04v^2 + 5v + 140 \quad u + I + S(t) \quad (4.4)$$

4.2.2 評価手法

信号に対する発火タイミングの評価には, 第 3 章と同様にサイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ を用い, サイクルヒストグラムの分布 $F(\tilde{t})$ の入力信号 $S(\tilde{t})$ に対する応答性の定量的な評価には, 相互相関 $\max_{\tau} C(\tau)$ ((3.12) \approx (3.15) 式) と相互情報量 $MI(F; S)$ ((3.16) \approx (3.18) 式) を用いる. 発火時刻の不規則性の評価には, 逆コヒーレンス尺度 R (3.22 式) を用いる.

カオスの判定には, 第 2 章と第 3 章で用いたような連続軌道上での摂動を計測したリアプノフ指数 [53] が広く用いられているが, Izhikevich ニューロンモデルは発火後の状態のリセット動作 (4.3 式) により状態の跳躍が生じるため, 跳躍点において微分を用いない分岐解析手法が必要となる [55]. それゆえ, 従来のリアプノフ指数の評価法は適用出来ないことから, このようなシステムにおいてカオス性を評価する新たな手法の導入が試みられている [56, 57]. そのような評価手法の 1 つとして, 我々は連続軌道上にポアンカレ断面を設定し, その断面上での軌道の摂動からリアプノフ指数 (PS-リアプノフ指数) を求める手法を導入し, カオス性の評価を行う.

4.3 結果と評価

4.3.1 Izhikevich ニューロンモデルにおけるカオス挙動の特性

Izhikevich ニューロンモデルは実験的に確認されている主要な発火パターンを再現できる [22, 23]. 更に, 適当なパラメータ ($a = 0.2, b = 2, c = 56, d = 16, I = 99$) を設定することでカオスを生成することができる [23]. 図 4.2 は $v(t)$ 時系列のカオス的挙動 (図 (a)) と相平面 (v, u) 上に示したストレンジアトラクタ (図 (b)) である. このストレンジアトラクタを更に詳細に調べるためポアンカレ断面: $\Phi_v (v > v_*, u = u_*)$ と $\Phi_u (v = v_*, u > u_*)$ を設定する. (ただし, (v_*, u_*) は $v' = 0, u' = 0$ の解であり, $(v_*, u_*) = (57.0, 114.0)$ となる.) Φ_v と Φ_u 上における v, u の時間発展: $(v_1, v_2, \dots, v_N), (u_1, u_2, \dots, u_N)$ のダイナミクスはポアンカレ写像: $v_{n+1} = \phi_v(v_n), u_{n+1} = \phi_u(u_n)$ で与えられる. ここで, v_n と u_n のポアンカレリターンマップを図 4.2 (c) に示すとストレンジアトラクタの特徴である引き延ばしと折り畳みの構造を観察できる.

更に, v_n と u_n の PS-リアプノフ指数の計算方法について説明する. v_n と u_n から数えて m 回後に Φ_v と Φ_u を通過する点 v_{n+m} と u_{n+m} は (4.5), (4.6) 式で表される.

$$v_{n+m} = \phi_v^m(v_n) \quad (4.5)$$

$$u_{n+m} = \phi_u^m(u_n) \quad (4.6)$$

v_n と u_n に与えられた摂動 δ_0 の m 回目の写像後の発展は (4.7), (4.8) 式で与えられる.

$$v_{n+m} + \delta_m^n = \phi_v^m(v_n + \delta_0) \quad (4.7)$$

$$u_{n+m} + \delta_m^n = \phi_u^m(u_n + \delta_0) \quad (4.8)$$

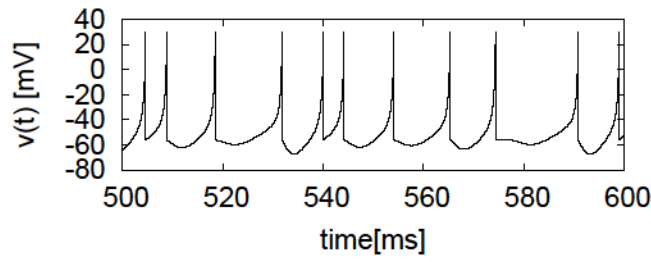
よって, v_n と u_n の PS-リアプノフ指数 λ_v, λ_u は (4.9), (4.10) 式で与えられる (λ_v, λ_u の評価プログラムソースについては付録 B を参照).

$$\lambda_v = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^{L-1} \log \frac{\delta_m^{1+m/i}}{\delta_0}, \quad (4.9)$$

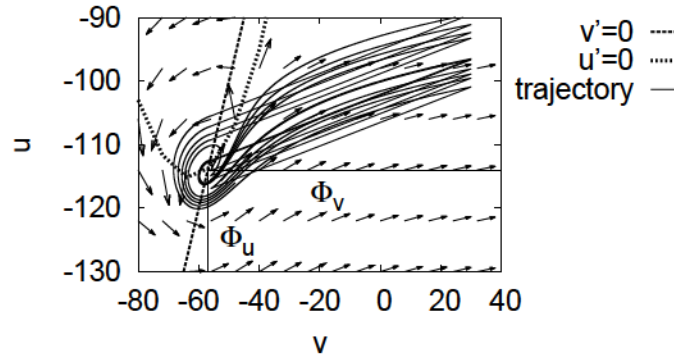
$$\lambda_u = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^{L-1} \log \frac{\delta_m^{1+m/i}}{\delta_0}. \quad (4.10)$$

δ_0 と m をそれぞれ $\delta_0 = 0.1$ と $m = 1$ に設定し, 図 4.2 の PS-リアプノフ指数を計算すると $\lambda_v \ll 1.20 > 0$, $\lambda_u \ll 1.14 > 0$ となり, システムがカオス状態となることが確認できる.

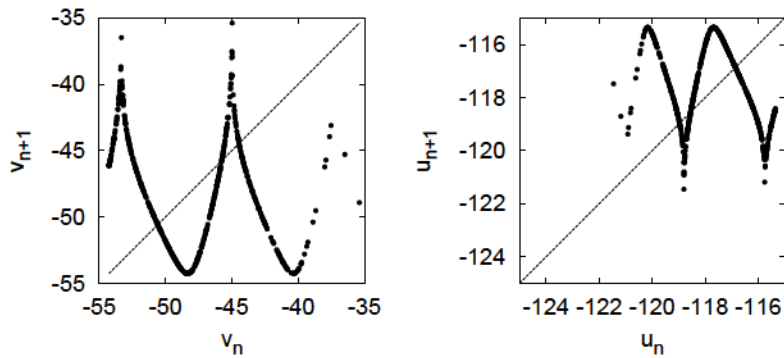
次に, 図 4.2 において用いた文献 [22] で述べられたカオスを生成するパラメータ値 $I = 99$ と $d = 16$ を含んだ I と d を動かした場合のシステム挙動について調べる. 図



(a)



(b)



(c)

図 4.2 強カオス状態におけるシステム挙動 ($d = -16$). (a) $v(t)$ 時系列. (b) 相平面 (v, u) における解軌道. 破線: v -nullcline ($v' = 0$), 点線: u -nullcline ($u' = 0$). 矢印: v と u のベクトル場. (c) v_n と u_n のポアンカレリターンマップ ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, S(t) = 0$).

4.3 は図 4.2 における I を除くすべてのパラメータ値を固定した場合における λ_v と λ_u の I 依存性である. $I = 99$ の両側の特定の領域 ($104.5 \lesssim I \lesssim 94.5$) において, $\lambda_{v,u} > 0$ となるカオス領域が存在する. また, $I \lesssim 104.5$ の領域では, システムは非発火状態となるため, 軌道のポアンカレ断面 Φ_v, Φ_u の通過が発生しないため, λ_v, λ_u の値はプロットされていない. $I \gtrsim 94.5$ の領域では周期発火状態 ($\lambda_v, \lambda_u < 0$) となる.

$I = 99$ に固定し, (v_1, v_2, \dots, v_N) と (u_1, u_2, \dots, u_N) からなる分岐図の d 依存性について調べる. 図 4.4 (a), (c) は, それぞれ v_n の分岐図と λ_v の d 依存性である. $d \lesssim 11.9$ の領域においてはカオス軌道は広く分布している, $d \gtrsim 11.9$ の領域においてはシステム

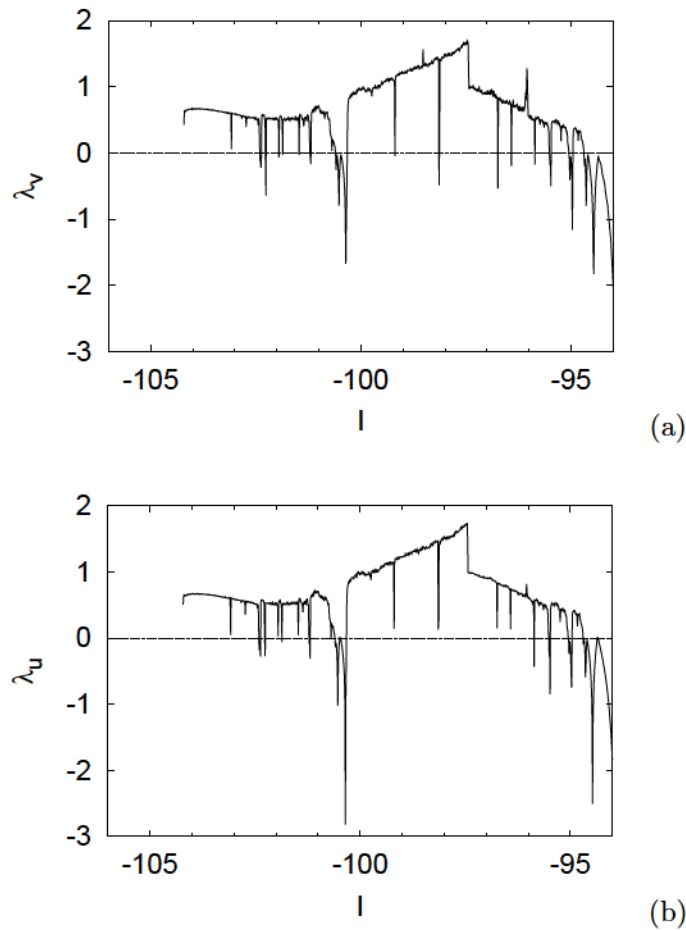


図 4.3 PS-リアプノフ指数 $\lambda_{v,u}$ の入力直流電流 I への依存性. ($a = 0.2, b = 2, c = -56, d = -16, A = 0, \delta_0 = 0.1$).

は周期状態 ($\lambda_v < 0$) となる. また, u_n の分岐図 (図 4.4 (b)) と λ_u (図 4.4 (c)) から同様の結果が得られている.

$d \gtrsim 11.9$ において, システムの挙動は周期的であるように見えるが, 逆コヒーレンス尺度 R ((3.22) 式) は, 図 4.5 (a) で示されるように $11 \lesssim d \lesssim 0$ の領域で僅かに揺らいでいること ($R \gtrsim 10^{-5}$) が確認できる. この僅かな揺らぎは, 初期摂動 δ_0 を $\delta_0 = 10^{-6}$ のように更に小さな値に設定することで λ_v, λ_u (以下では $\lambda_{v,u} \delta_0=10^{-6}$ と記述する.) でも検出することが出来る. これは, $\delta_0 \approx 0.1$ という広いスケールでは安定しているが, $\delta_0 \approx 10^{-6}$ のような小さなスケールでは, 軌道がカオス的な挙動を保持していることを意味する. この僅かな揺らぎについて, $d = 11$ におけるシステム挙動を図 4.6 に具体的に示す. 時系列 $v(t)$ (図 (a)) と相平面上における軌道 (図 (b)) は, 周期的で安定した挙動を示しているが, ポアンカレリターンマップの結果 (図 (c)) からは, 狭い領域において僅かな揺らぎが存在していることが確認できる. 以降では, 広い領域で軌道が揺らぐカオス

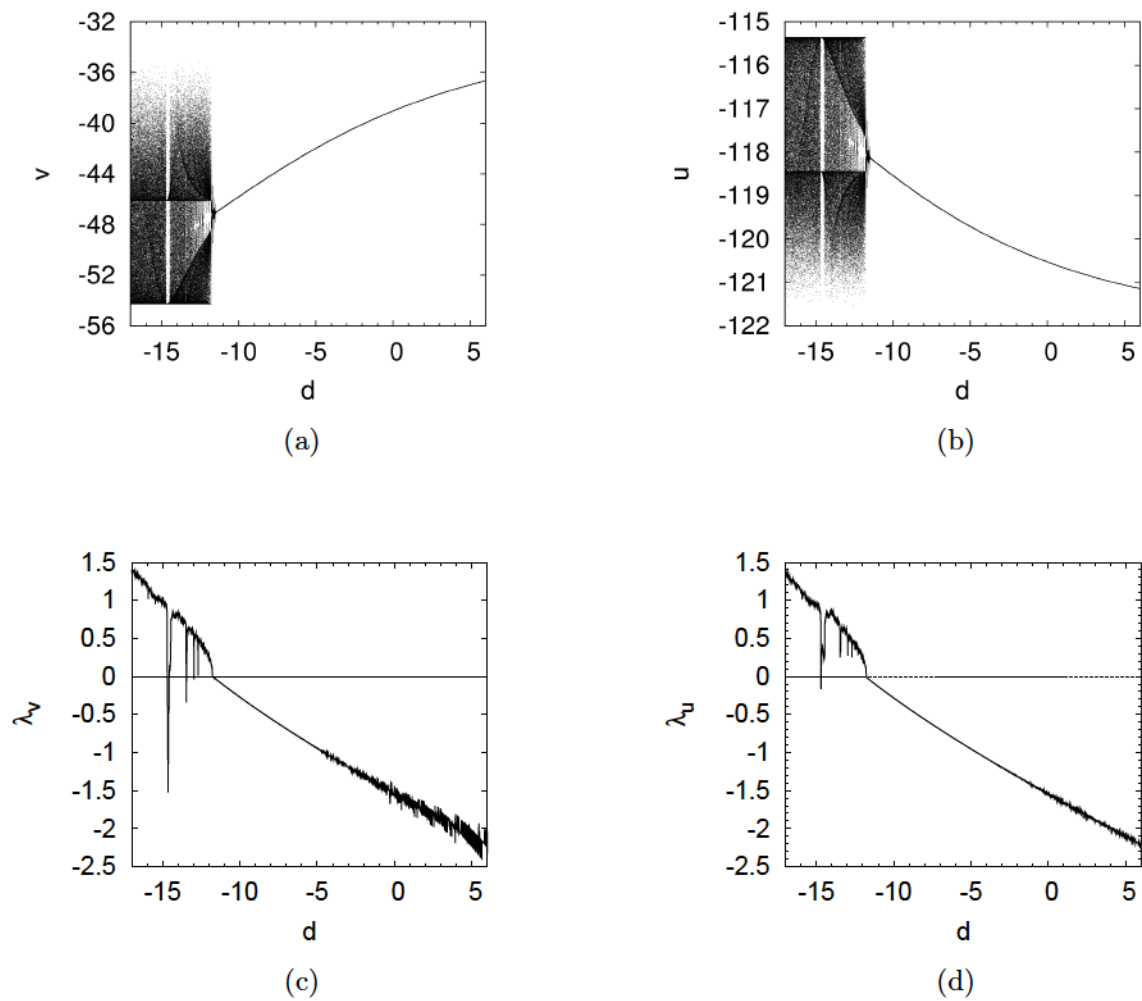
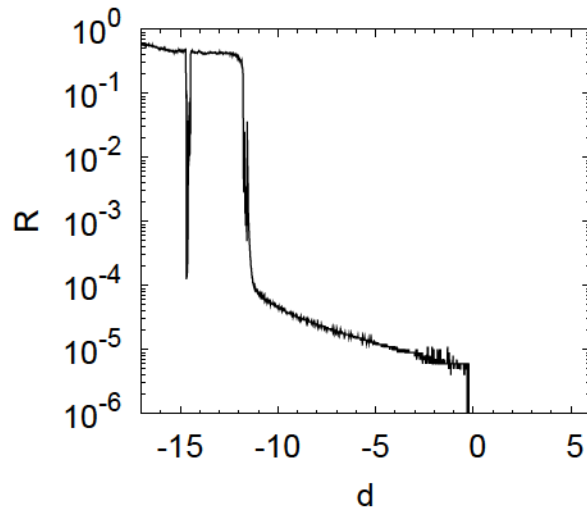
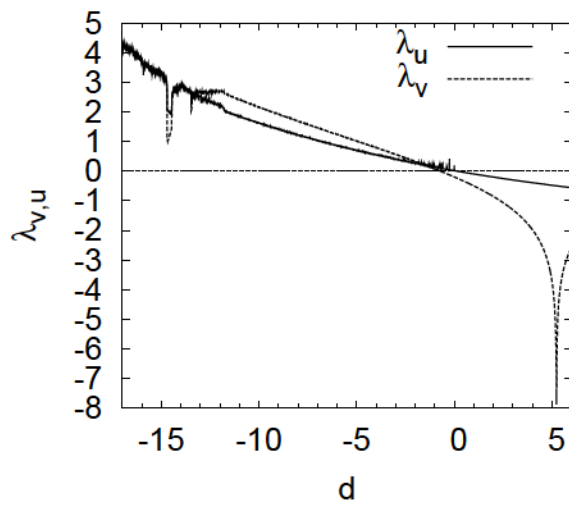


図 4.4 システム挙動の d 依存性. (a) v の分岐図. (b) u の分岐図. (c) PS-リアプノフ指数 λ_v . (d) PS-リアプノフ指数 λ_u . ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, \delta_0 = 0.1$).

($\lambda_{v,u} \sqrt{\delta_0=0.1} > 0$) を強カオス, 限定された狭い領域で揺らぐカオス ($\lambda_{v,u} \sqrt{\delta_0=0.1} < 0$ かつ $\lambda_{v,u} \sqrt{\delta_0=10^{-6}} > 0$) を弱カオスと呼ぶ. (この弱カオス状態は, 差分の精度を $\Delta t = 10^{-4}$ より上げたとしても変わらず保持されることを確認している.)

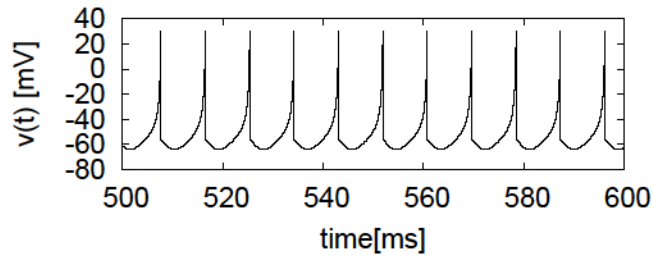


(a)

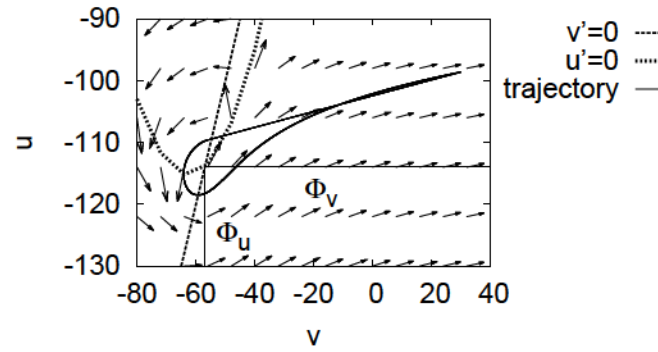


(b)

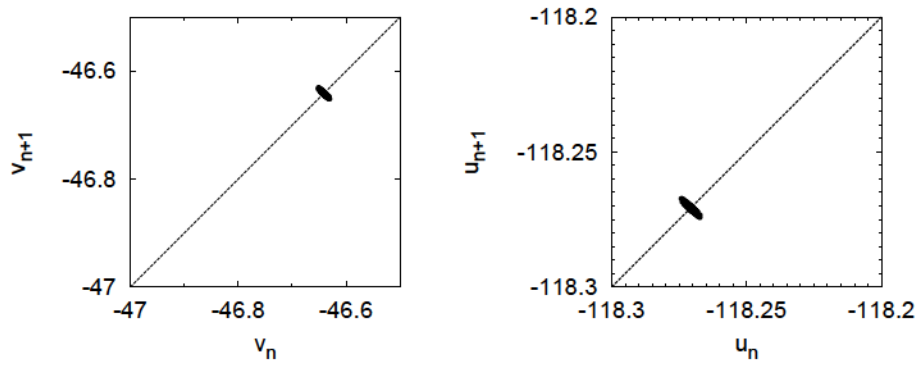
図 4.5 (a) 逆コヒーレンス尺度 R の d 依存性. (b) 初期摂動 $\delta_0 = 10^{-6}$ を用いた場合のリアプノフ指数 $\lambda_{v,u}$ の d 依存性. ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99$).



(a)



(b)



(c)

図 4.6 弱カオス状態におけるシステム挙動 ($d = -11$). (a) $v(t)$ 時系列. (b) 相平面 (v, u) における解軌道. (c) v_n と u_n のポアンカレリターンマップ. ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, S(t) = 0$).

4.3.2 カオス共鳴の信号応答性能

4.3.2.1 パラメータ d 依存性

本節では、(4.4) 式におけるシステムの CR 信号応答性について評価を行う。図 4.7 は、微弱な信号下 ($A = 0.3$) において、 T_0 の時間間隔で (v, u) 値をプロットした $d = 16$ ((図 (a)), $d = 11$ ((図 (b)), $d = 5$ ((図 (c)) におけるストロボプロットである。 $d = 16$ においては、強カオス的なアトラクターによって、ポイントが広く分布している。一方、 $d = 11$ と $d = 5$ においてはポイントは各々の軌道の線上に分布していることが分かる。しかし、図 4.7 (b), (c) の区間： $24 \geq v \geq 30$ における拡大図である図 4.8 に示されるように、 $d = 11$ においては、弱カオス的な挙動の影響によって僅かに広がりを持ち (図 (a)), $d = 5$ においては周期的な挙動によって特定の領域に留まっている (図 (b)) ことが確認できる。これらの結果から、微弱な入力信号下においても信号未印加の場合と同様に、システムは強カオス、弱カオス、周期状態を持つことが確認できる。

図 4.9 は $v(t)$ の時系列 (右図) とそれに対応したサイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ (左図) である。 $d = 16$ の場合 (図 (a)), ニューロンは非周期的に発火し、サイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ は、入力信号 $S(\tilde{t})$ に $\tau \ll 8[\text{ms}]$ の時間遅れを伴って応答している。 $d = 11$ の場合 (図 (b)) では、ニューロンは $d = 16$ の場合と比較してより周期的に発火している。サイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ は時間遅れ $\tau \ll 1.5[\text{ms}]$ を伴って、入力信号 $S(\tilde{t})$ に応答している。しかし、パラメータ d を $d = 5$ (図 (c)) に設定すると、ニューロンは周期的に発火し、それによってサイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ は入力信号 $S(\tilde{t})$ に応答しなくなる。

4.3.1 節において、システムは $17 \lesssim d \lesssim 0$ の領域においてカオス状態となり、この領域はニューロンが不規則に発火する強カオス状態となる領域 ($17 \lesssim d \lesssim 11.9$) と、ニューロンの発火が比較的周期的に起こる弱カオス状態となる領域 ($11.9 \lesssim d \lesssim 0$) に分かれることを示した。ここでは、これらの領域における信号応答性の評価を $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ を用いて行う。図 4.10(a) は $\max_{\tau} C(\tau)$ のパラメータ d への依存性である。カオス状態である $17 \lesssim d \lesssim 0$ の領域において、 $d = 12$ を除くすべての領域で高い信号応答性 ($\max_{\tau} C(\tau) \ll 0.9$) を保持する CR 現象が確認できる。図 4.10 (a) の上部に示した時間遅れ τ に関して、弱カオス領域における CR は、強カオス領域における CR の時間遅れ $\tau > 8[\text{ms}]$ と比較して即応的 ($\tau < 1.5[\text{ms}]$) であることが分かる。 $\max_{\tau} C(\tau)$ の d 依存性と同様に図 4.10 (b) に示される $MI(F; S)$ の d 依存性においても、 $17 \lesssim d \lesssim 11$ の領域において高い値 ($\gtrsim 0.5$) を保持する。しかし、 $d \gtrsim 11$ では、システムはカオス性を保持しているが $MI(F; S)$ は減少の傾向を示す。これは、図 4.9 (b) で示したように、サ

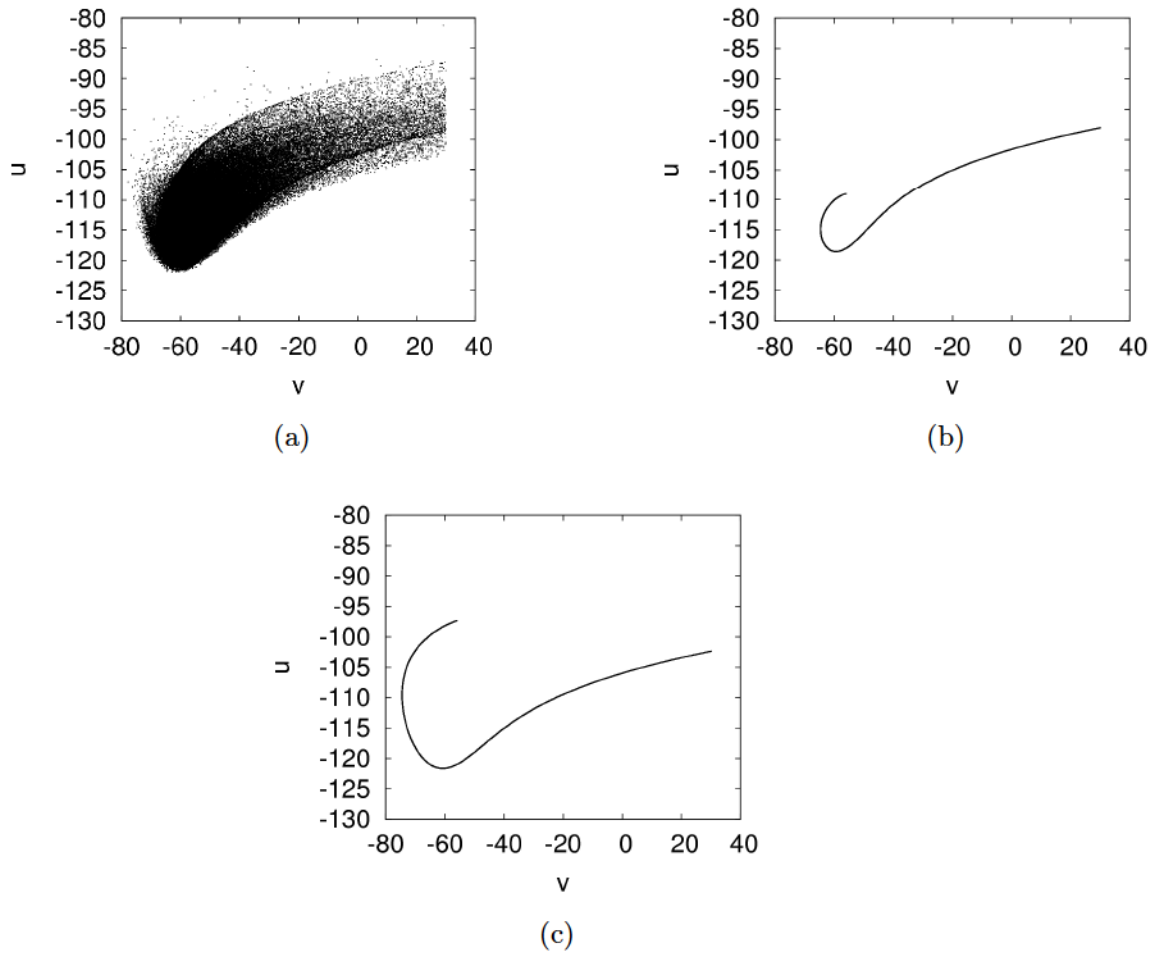
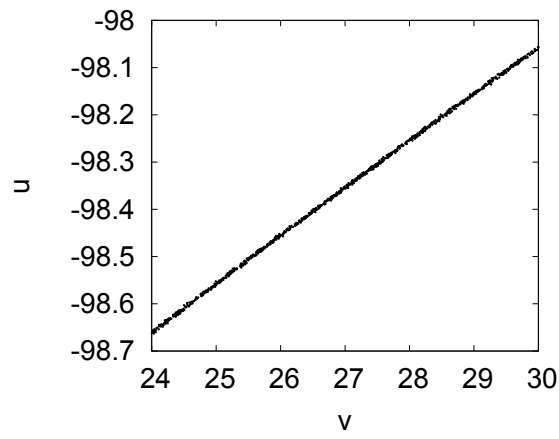


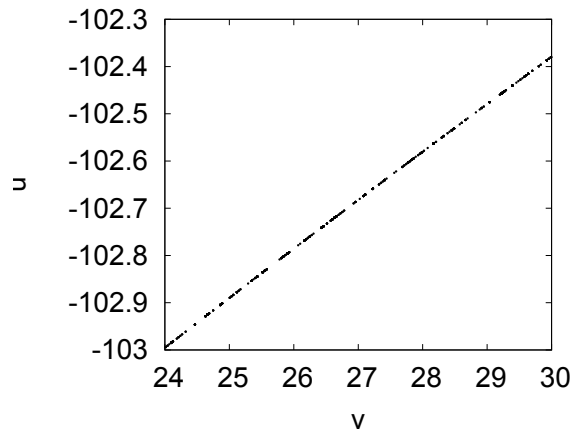
図 4.7 T_0 の時間間隔で (v, u) 値をプロットしたストロボプロット. (a) $d = -16$, (b) $d = -11$, (c) $d = 5$. ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, A = 0.3, f_0 = 0.1$).

イクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ の値の幅が減少することで、信号の生起確率 $P(s_i)$ の分布と比較して、サイクルヒストグラムの生起確率 $P(f_i)$ の分布に偏りが生じることに起因する。

図 4.10 の $d = 12$ における $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ の減少について説明する。図 4.11 に、図 4.10 と同じ条件の下での、 v (図 (a)) と u (図 (b)) の $d = 12$ 近傍における分岐図を示す。 $d \lesssim 12.04$ においては、 v と u の軌道は広い範囲に分布している。しかし、 $12.04 \lesssim d \lesssim 11.15$ の領域においては、弱カオス的な揺らぎ ($\lambda_{v,u} \delta_{\rho=10^{-6}} > 0$) を保持した、入力信号 $S(t)$ への 2 周期応答に対応して、2 つの狭い領域に軌道が限定されている。これによって、サイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ の発火頻度は特定の 2 つの bin に集中し、 $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ の値は極端に低下する。



(a)



(b)

図 4.8 図 4.7 における区間: $24 \leq v \leq 30$ の拡大図. (a) $d = -11$. (b) $d = 5$.

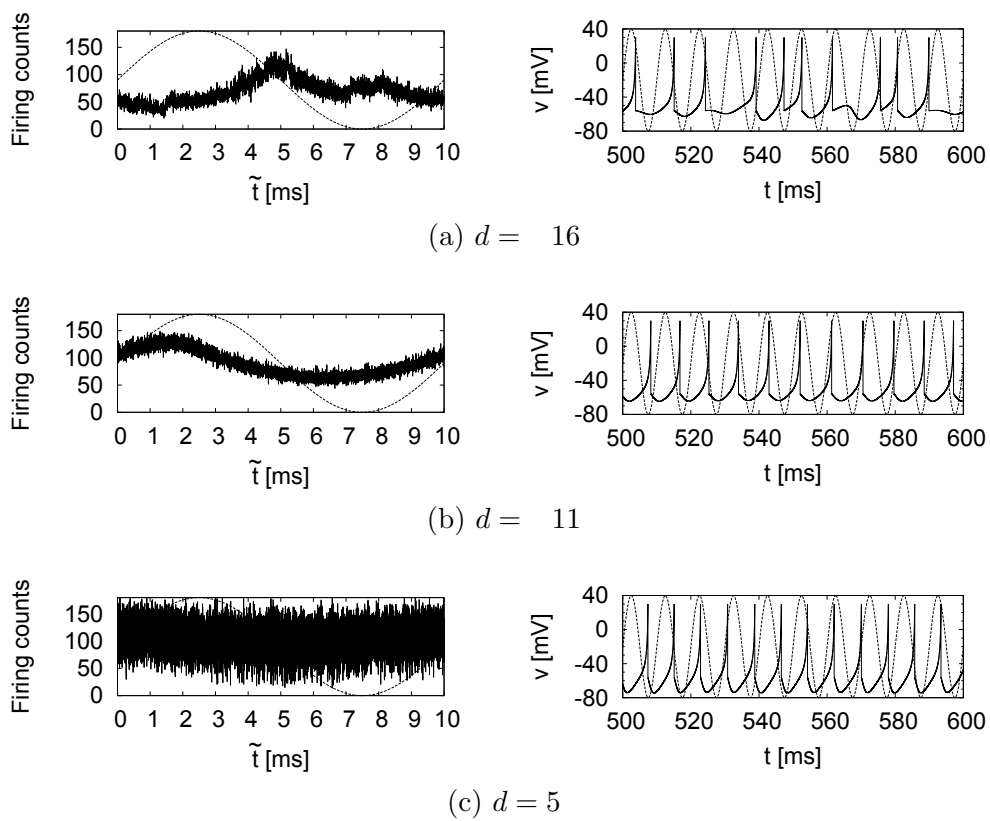
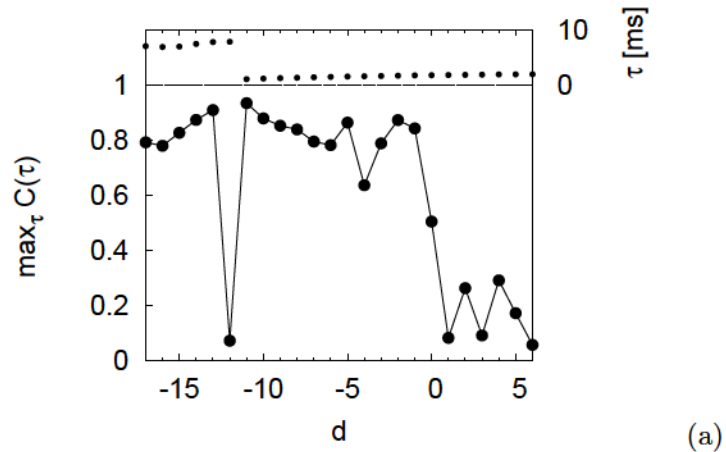
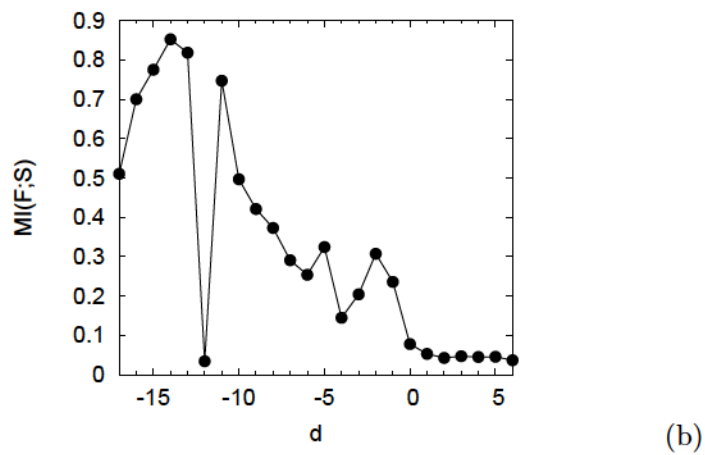


図 4.9 正弦波 $S(t)$ 入力時 (点線) の $v(t)$ の時系列 (右図) とそれに対応するサイクルヒストグラム $F(\tilde{t})$ (左図). ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, A = 0.3, f_0 = 0.1$).

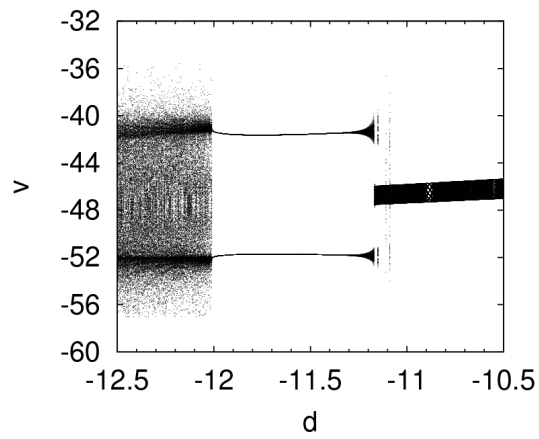


(a)

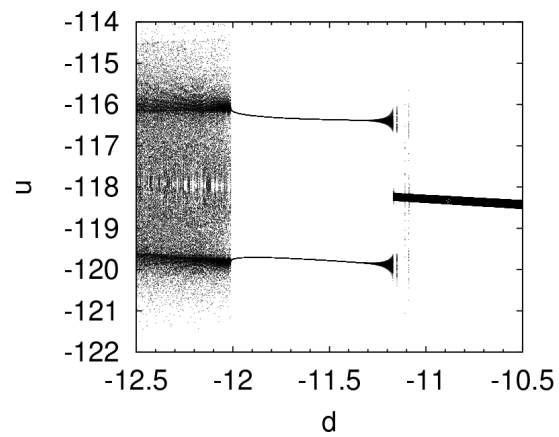


(b)

図 4.10 カオス共鳴における信号応答性のパラメータ d 依存性. (a) $F(\tilde{t})$ と $S(\tilde{t})$ 間の相互相関 $\max_{\tau} C(\tau)$ の d 依存性. (b) $F(\tilde{t})$ と $S(\tilde{t})$ 間の相互情報量 $MI(F;S)$ の d 依存性. ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, A = 0.3, f_0 = 0.1$).



(a)



(b)

図 4.11 信号 $S(t)$ 下における分岐図のパラメータ d 依存. (a) v の分岐図. (b) u の分岐図.
 $(a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, A = 0.3, f_0 = 0.1)$.

4.3.2.2 信号強度 A 依存性

CR における信号強度 A 依存性について調べる. 図 4.12 は, 強カオス状態 ($d = 16$), 弱カオス状態 ($d = 11$), 周期状態 ($d = 5$) における $\max_{\tau} C(\tau)$ (図 (a)) と $MI(F; S)$ (図 (b)) の信号強度 A 依存性である. 強カオス状態と弱カオス状態では, $A \lesssim 1$ の領域において, 周期状態よりも高い $\max_{\tau} C(\tau)$ と $MI(F; S)$ の値を持つ. 特に, $0.03 < A < 0.7$ の領域における弱カオス状態と強カオス状態の $\max_{\tau} C(\tau)$ 値から, 弱カオス状態の方が微弱な信号に対する高い信号応答性を保持していることが確認できる. また遅れ時間 τ に関しては, 弱カオス状態は強カオス状態よりも即応的であることが分かる.

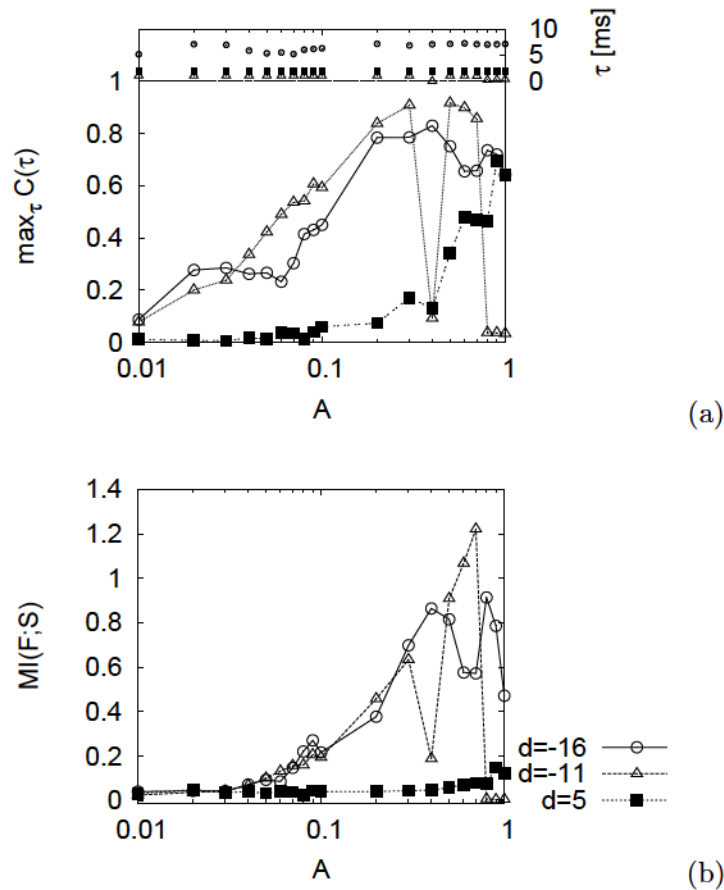


図 4.12 カオス共鳴における信号応答性の信号強度 A 依存性. (a) $\max_{\tau} C(\tau)$ の A 依存性. (b) $MI(F; S)$ の A 依存性. ($a = 0.2, b = 2, c = -56, I = -99, f_0 = 0.1$).

4.4 まとめ

本章では、ポアンカレ断面上のリアプノフ指数である PS-リアプノフ指数を導入し、跳躍を含んだシステムである Izhikevich ニューロンモデルにおけるカオス特性を評価した。これによって、Izhikevich ニューロンモデルは強カオス状態と弱カオス状態の2つの性質の異なるカオス状態を持つことが明らかになった。次に、Izhikevich ニューロンモデルにおける信号応答性の評価を行う為に、ニューロン発火のサイクルヒストグラムと入力信号間における相互相関量及び相互情報量を導入した。これによって、強カオス状態と弱カオス状態において、微弱な信号に対する高い信号応答、すなわち CR 的信号応答を確認した。更に、弱カオス状態は強カオス状態と比較して微弱な信号に対する感度が高く、即応的であることが明らかになった。

第5章 発火タイミング依存シナプス可塑性を有するスパイクングニューロン系における信号応答性能

本章では、発火タイミング依存シナプス可塑性 (Spike-Timing Dependent Plasticity: STDP) を保持した、ノイズの存在下における Izhikevich ニューロンシステムでの確率共鳴 (Stochastic Resonance: SR) 的な信号伝搬性について検討する。

5.1 はじめに

記憶や学習といった脳の柔軟な情報処理を支える重要な性質としてシナプス可塑性が知られている。近年、大脳や海馬において、シナプス前後の Pre ニューロンと Post ニューロンの発火タイミングに依存したシナプス可塑性 (Spike-Timing Dependent Plasticity (STDP)) が発見され、STDP 則としてモデル化 [39–41] されている。Fushiki らは、leaky integrate-and-fire (LIF) ニューロンモデルを用いて、多層型のニューラルネットワークにおいて STDP とノイズの効果によって、同期発火が安定して伝搬することを示した [58]。これは、STDP を保持したニューラルシステムにおける確率共鳴 (SR) 的な現象として注目されている。

しかし、Fushiki らの用いた LIF ニューロンモデルは発火活動を再現する最も単純なモデルであり、他のニューロンモデルと比較して、多くのニューロダイナミクスの要素が削られている。これにより、LIF ニューロンモデルでは、実際に観測されている多様な発火パターンを再現することが出来ず、この SR 的な現象の発火パターンへの影響について十分な検討がなされていない。

そこで本章では、第3章でも用いた少ない計算負荷で、多様な発火パターンを再現できる Izhikevich ニューロンモデル [22, 23] に着目し、regular spiking (RS), intrinsically bursting (IB), chattering (CH) の発火パターンを持つ STDP を保持したニューラルシステムにおける SR 的な現象について評価を行う [33, 34]。

5.2 発火タイミング依存シナプス可塑性

ここでは、図 5.1 に示されるような Rat の海馬における STDP による興奮性シナプス後電流 (EPSC) 変化率の発火時間間隔 $\Delta t = t_{\text{post}} - t_{\text{pre}}$ (t_{post} : Post ニューロンの発火時刻, t_{pre} : Pre ニューロンの発火時刻) 依存の事例を用いて、STDP について説明を行う。 $\Delta t > 0$ の領域では、図中の右上に示されるように Pre ニューロンの発火 (点線) が生じた後に Post

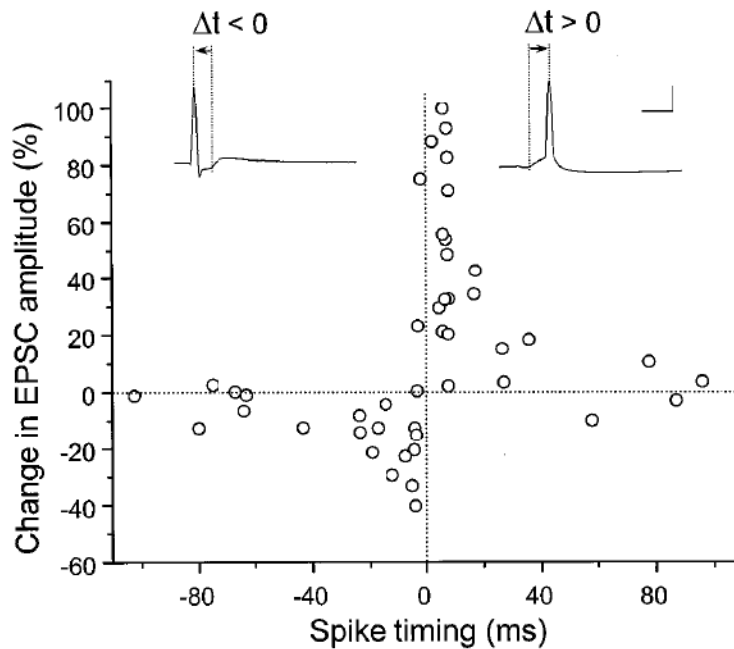


図 5.1 Rat の海馬における STDP による興奮性シナプス後電流 (EPSC) 変化率の発火時間間隔依存 ([39] より転載).

ニューロンの発火 (実線) が起こる. この場合, Δt の値が小さい程, シナプス結合が強く増強され, Post ニューロンへの入力電流である EPSC が大きくなる. 一方, $\Delta t < 0$ の領域では, 図中の左上に示されるように Pre ニューロンの発火が Post ニューロンの発火の後に起こる. この場合は, Δt の値が 0 に近い程, シナプス結合強度が顕著に弱められ, EPSC が小さくなる.

5.3 モデルと手法

5.3.1 Izhikevich ニューロンモデルの発火パターン

4.2.1 節で示した Izhikevich ニューロンモデルによって再現される発火パターンについて具体的に示す. 図 5.2 (a) は, パラメータを $a = 0.02, b = 0.2, c = 65, d = 8$ に設定した場合に, 図下部のように直流電流 $I = 10$ が入力された時の膜電位 $v(t)$ である. 直流電流 $I = 10$ が入力された直後に発火間隔の短い数発の発火が起こり, その後, 発火間隔の長い発火 ($\ll 50[\text{ms}]$) が持続することが確認できる. このような発火活動は, 大脳皮質における主要なニューロンの発火パターンである RS の特徴と一致する. また大脳皮質には, RS のような脱分極によって単一の発火が生成される発火活動だけでなく, 複数の発火から構成されるバースト発火を起こすニューロンも存在している. 図 5.2 (b) はパラ

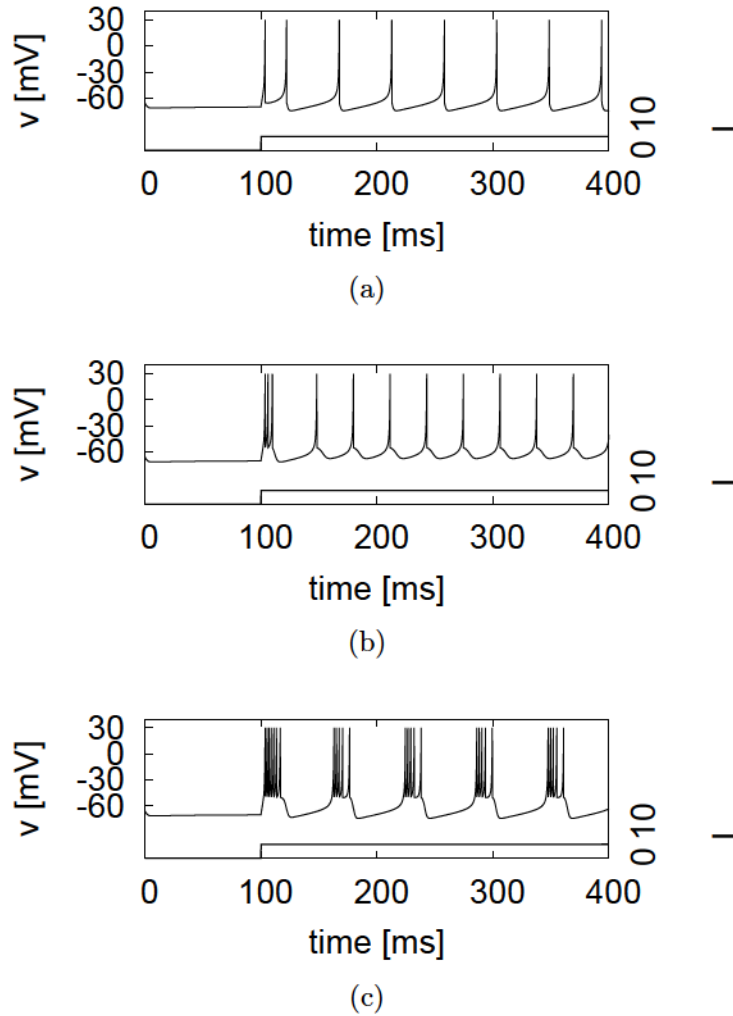


図 5.2 Izhikevich ニューロンモデルにおける発火パターン. (a) Regular spiking (RS) ($a = 0.02, b = 0.2, c = -65, d = 8$), (b) Intrinsically bursting (IB) ($a = 0.02, b = 0.2, c = -55, d = 4$), (c) Chattering (CH) ($a = 0.02, b = 0.2, c = -50, d = 2$).

メータを $a = 0.02, b = 0.2, c = -55, d = 4$ に設定した場合の $v(t)$ の時系列である。直流電流 $I = 10$ が入力された直後にバースト発火を起こし、その後通常の発火状態に移行する様子が示されている。図 5.2 (c) はパラメータを $a = 0.02, b = 0.2, c = -50, d = 2$ に設定した場合の $v(t)$ 時系列である。図 (b) の場合とは対照的に直流電流 $I = 10$ が入力されている間は常にバースト発火が持続している。これらのバースト発火の特性は、大脳皮質における IB ニューロンと CH ニューロンの発火特性にそれぞれ対応している。

5.3.2 STDP スキーム

Pre ニューロンから post ニューロンへの入力として、周期がおおよそ $\mu_{in}[\text{ms}]$ の発火の集団であるパルスケットを与える。パルスケット中の各々の発火はシナプス結合強度 ($i = 1, 2, \dots, n$) を介して、強度 D のガウス型白色ノイズ $D\xi(t)$ ($\langle \xi(t) \rangle = 0, \langle$

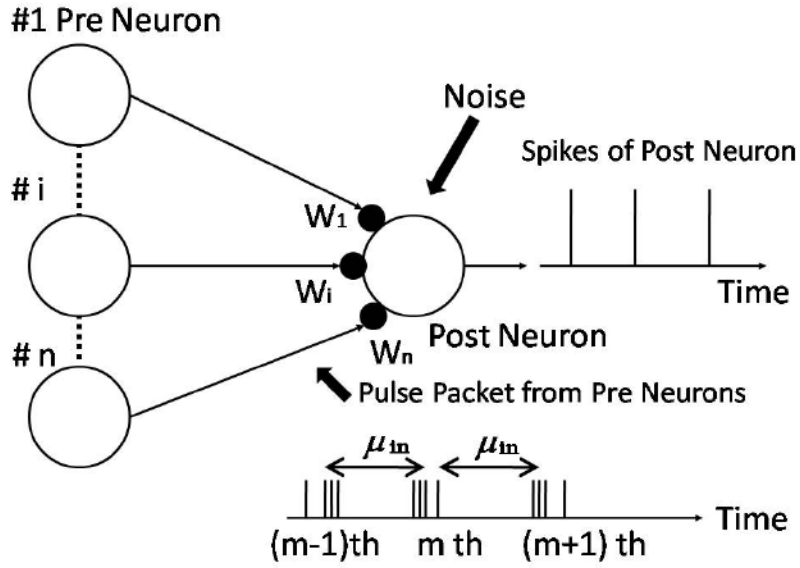


図 5.3 パルスパケットとノイズの入力を受けるニューロンシステムの入出力構成.

$\xi(t), \xi(t') \geq \delta_{tt'}$ と共に post ニューロンに入力される (図 5.3). このような設定における Izhikevich ニューロンモデルは (5.1)~(5.2) 式で記述される.

$$v = 0.04v^2 + 5v + 140 \quad u + I(t) + D\xi(t)u = a(bv - u) \quad (5.1)$$

$$\text{if } v \sim 30[\text{mV}], \text{ then } \begin{cases} v \rightarrow c \\ u \rightarrow u + d. \end{cases} \quad (5.2)$$

$I(t)$ は pre ニューロンからの入力であり, (5.3) 式によって与えられる.

$$I(t) = \sum_m \sum_{i=1}^n w_i \delta(t - t_i^m). \quad (5.3)$$

ここで, t_i^m は m 番目のパルスパケット中にある pre ニューロン i の発火時刻であり, ガウス分布 $G(m\mu_{in}, \sigma_{in})$ (平均値: $m\mu_{in}$ ($\mu_{in} = 20[\text{ms}]$), 標準偏差: $\sigma_{in} = 1 [\text{ms}]$) に従う確率変数である. 尚, 以下のシミュレーションでは, pre ニューロン数 n を 100 に設定する.

Post ニューロンの発火時刻を t_{post} , pre ニューロンの発火時刻を t_{pre} とした場合の STDP 則によるシナプス結合荷重の変化量 Δw_i は (5.4) 式のように表される.

$$\Delta w = \begin{cases} A_- e^{-(t_{\text{post}} - t_{\text{pre}})/\tau_-} & (t_{\text{post}} - t_{\text{pre}} < 0) \\ A_+ e^{-(t_{\text{post}} - t_{\text{pre}})/\tau_+} & (t_{\text{post}} - t_{\text{pre}} > 0) \end{cases}, \quad (5.4)$$

パラメータ (A_{\pm}, τ_{\pm}) を $A_- = 0.12, A_+ = 0.1, \tau_- = \tau_+ = 20$ のように設定した場合 [59] における (5.4) 式の曲線は, 図 5.4 のようになる. Post ニューロンの発火が生じる前に, pre ニューロン i の発火が起こった場合, pre ニューロンと post ニューロンの発火間隔

$t_{\text{post}} - t_{\text{pre}}$ に依存してシナプス結合荷重 w_i を強める (Long Term Potentiation: LTP). 一方, pre ニューロン i の発火が, post ニューロンの発火後に起こった場合, 発火間隔 $t_{\text{post}} - t_{\text{pre}}$ に依存してシナプス結合荷重 w_i を弱める (Long Term Depression: LTD). このような STDP が十分に進行した場合, pre ニューロンの発火は post ニューロンの発火を誘発するようになる.

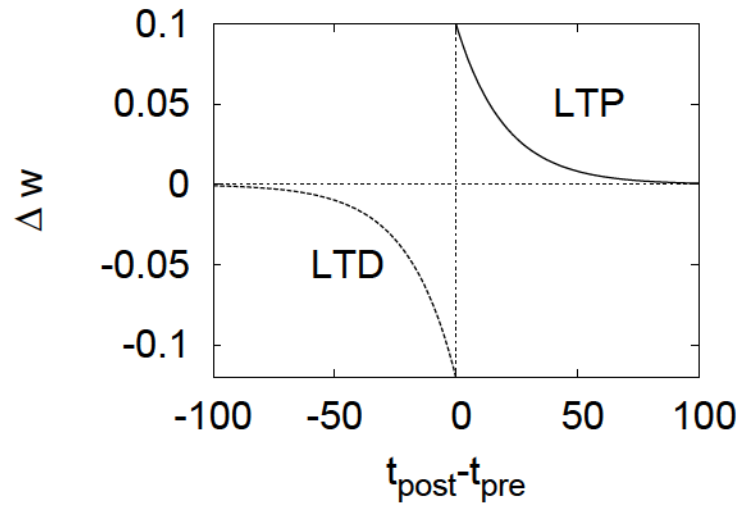


図 5.4 シナプス前後の Pre ニューロンと Post ニューロンの発火タイミング ($t_{\text{post}} - t_{\text{pre}}$) に依存したシナプス可塑性 (Spike-Timing Dependent Plasticity (STDP) 則). ($A_- = 0.12, A_+ = 0.1, \tau_- = \tau_+ = 20$)

5.4 結果と評価

5.4.1 STDP とノイズの効果

はじめに，STDP による学習前の post ニューロンの膜電位 $v(t)$ の時系列と STDP による学習後の $v(t)$ の時系列の比較を行う．図 5.5 は，ガウス型白色ノイズをノイズ強度 $D = 4$ で印加した状況における，STDP 学習前の post ニューロンの膜電位 $v(t)$ の時系列 (左図) と 5500 個のパルスパケット ($m\mu_{in} = 5500 \pm 20$ [ms]) を用いた STDP 学習後の post ニューロンの膜電位 $v(t)$ の時系列 (右図) で，(a), (b), (c) がそれぞれ RS, IB, CH の発火パターンの場合の結果である．図 5.5 の左図に示されるように，STDP 学習前では post ニューロンは，すべての発火パターンにおいてほとんど発火していない．しかし，図 5.5 の右図に示されるように STDP 学習後においては，RS ニューロン (図 (a)) はおよそ $\mu_{in}(= 20$ [ms]) の周期で発火し，IB (図 (b)) と CH ニューロン (図 (c)) は μ_{in} の周期でバースト発火を起こしている．これらのバースト発火の発火頻度については，IB ニューロンより，CH ニューロンの方が大きくなっている．

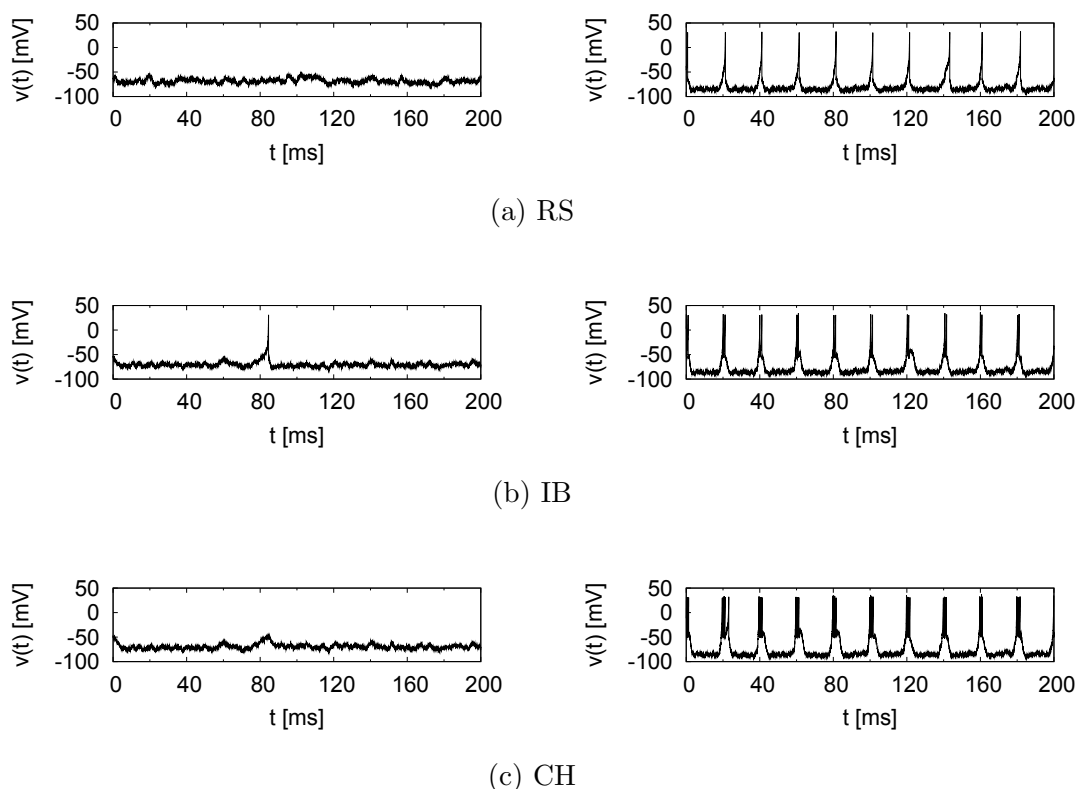


図 5.5 STDP 学習前 (左図) と STDP 学習後 (右図) の Post ニューロンの膜電位 $v(t)$ の時系列. (a) Regular spiking (RS) ニューロン. (b) Intrinsically bursting (IB) ニューロン. (c) Chattering (CH) ニューロン.

次に、この STDP 学習の進行による発火の振舞いの変化を、STDP 学習中の post ニューロンの発火時間間隔 (ISI: inter-spike interval) の時間発展を用いて評価する。図 5.6 は、RS(図 (a)), IB(図 (b)), CH(図 (c)) のそれぞれの発火パターンにおける、パルス packets の入力による STDP 学習中の ISI の時間発展である。RS, IB, CH のすべての発火パターンにおいて、ISI は入力周期である $\mu_{in}(= 20[\text{ms}])$ に収束している。収束にかかった時間については、通常の単発の発火である RS が 1.2 ± 10^5 であるのに対して、バースト発火を起こす IB と CH ニューロンは、それよりも短い時間である $t = 8 \pm 10^4$ と 6 ± 10^4 [ms] でそれぞれ収束している。

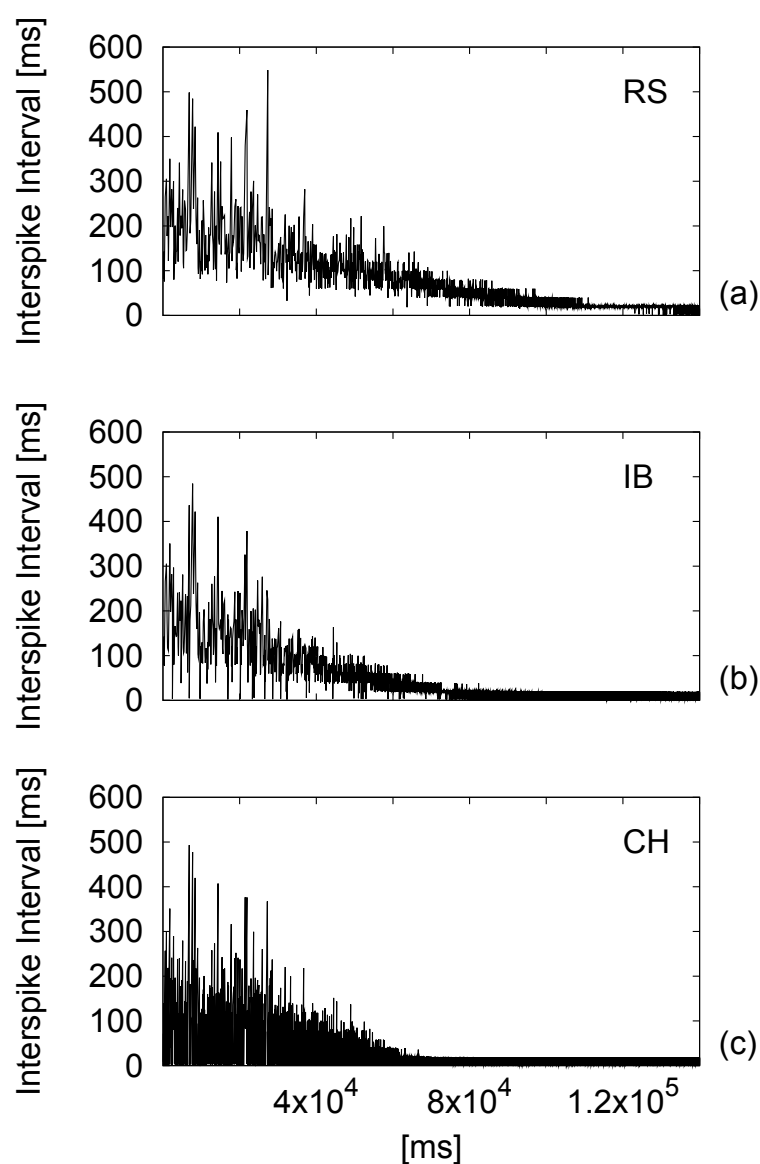


図 5.6 パルス packets 印加時における post ニューロンの発火時間間隔 (ISI) の時系列. (a) RS. (b) IB. (c) CH.

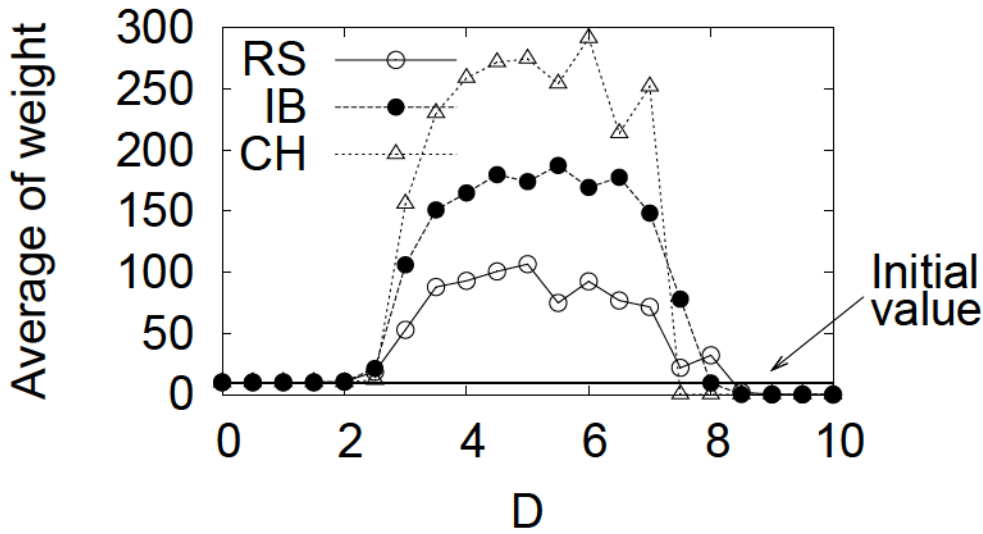


図 5.7 5500 のパルスパケット入力時におけるシナプス結合強度 w_i の平均のノイズ強度 D 依存. (RS: $a = 0.02, b = 0.2, c = -65, d = 8$. IB: $a = 0.02, b = 0.2, c = -55, d = 4$. CH: $a = 0.02, b = 0.2, c = -50, d = 2$.)

次に、STDP とノイズによるシナプス結合強度 w_i の変化を、RS、IB、CH の発火パターンを持つニューロンにおいて評価する。図 5.7 は 5500 のパルスパケット入力時におけるシナプス結合強度 w_i の平均のノイズ強度 D 依存である。すべての発火パターンにおいて、同期発火の伝搬を支える post ニューロンへのシナプス結合荷重 w_i の成長が、適度なノイズ強度 ($D \ll 4 \sim 7$) の下で実現している。これは、適度なノイズの存在下で信号伝達性が增強される確率共鳴 (SR) 現象 [1-3] であると考えられる。また、RS、IB、CH の場合における、シナプス結合荷重の平均値の最大がそれぞれおよそ 100, 200, 300 であることから、シナプス結合荷重 w_i の成長速度は発火頻度に依存していることが確認できる。

5.4.2 同期発火の伝搬

5.4.1 節において、 $n = 100$ 個の pre ニューロンと 1 個の post ニューロンで構成されるシステムにおいて、適度なノイズ強度の下で STDP 学習が進行し、シナプス結合強度 w_i が增強されることが明らかになった。本節では、この 1 個の post ニューロンから構成されるシステムを用いて、階層型ニューラルネットワークにおける同期発火伝搬の安定性について評価を行う。

伝搬性の評価を行う準備段階として、まずノイズ強度 D をシナプス結合強度 w_i が增強される適度なノイズ強度である $D = 4$ に設定し、 $(\sigma_{in}, p_{in}) = (1, 1)$ のパルスパケットを用いて STDP 学習を進行させる。ここで、 p_{in} は 1 個のパルスパケットに含まれる pre

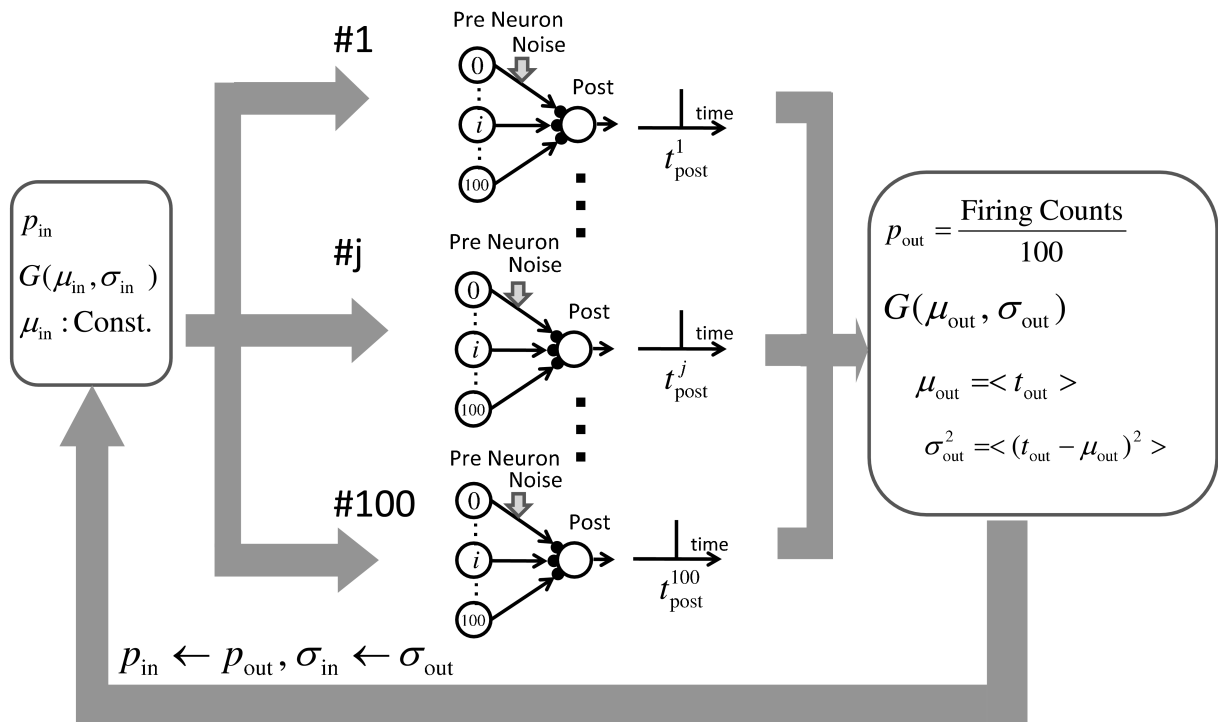


図 5.8 発火伝搬の評価法.

ニューロンの発火確率を表している. 次に, 図 5.8 に示す方法によって同期発火の伝搬安定性の評価を行う (プログラムソースについては付録 C を参照). この評価手順をまとめると以下のようなになる.

1. $G(\mu_{in}, \sigma_{in})$ のガウス分布に従う, 発火確率 p_{in} の 100 個のパルスパケットを入力し, 各試行毎の post ニューロンの発火時刻から平均発火時刻 $\mu_{out} = \langle t_{out} \rangle$ と発火時刻の分散 $\sigma_{out}^2 = \langle (t_{out} - \mu_{out})^2 \rangle$, 発火確率 $p_{out} = (\text{firing counts}/100)$ を計算.
2. 1 で得られた (σ_{out}, p_{out}) を (σ_{in}, p_{in}) に設定し, 1, 2 を繰り返す.

このような 1 と 2 によるパルスパケットの繰り返し入力における一巡の操作は, 図 5.9 に示されるような階層型ニューラルネットワークの各層に対応している. 例えば, 浅い階層で大きな σ_{out} と低い p_{out} を持ったパルスパケットが, 層が深くなるにつれて小さな σ_{out} と大きな p_{out} を持ったパルスパケットに変化すれば, この階層型ニューラルネットワークにおいて同期発火の伝搬は安定であるといえる.

図 5.10 は各 STDP の学習段階における RS ニューロンによって構成された階層型ニューラルネットワーク中の同期発火伝搬の安定性について評価した結果である. 発火時刻の分散 (横軸) 対発火確率 (縦軸) の平面上におけるベクトル (矢印) は $(\sigma_{out} \ \sigma_{in}, p_{out} \ p_{in})$

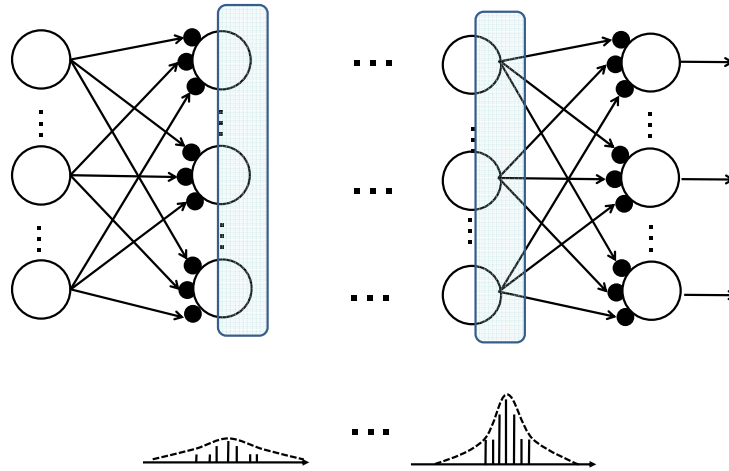
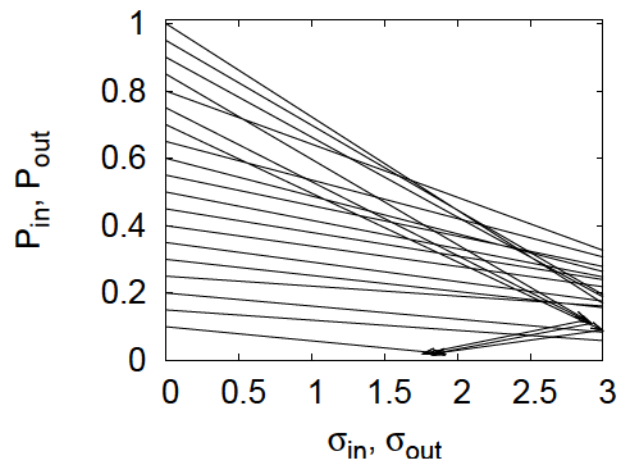


図 5.9 図 5.8 の評価法に対応する階層型ニューラルネットワーク.

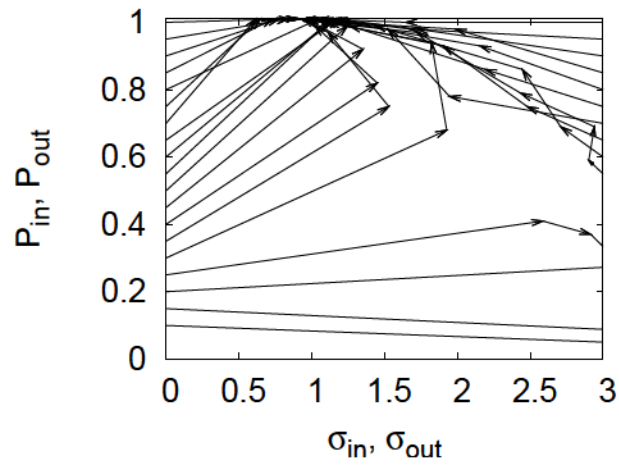
を表している. STDP 学習の初期段階における結果として, 図 5.10 (a) に 2250 個のパルスパケット入力に対して STDP 学習を行い, シナプス結合荷重 w_i を発展させた場合の結果を示す. この段階では, すべてのベクトルが平面上の右下の領域, すなわち大きな時間分散と低い発火確率となる領域に向かっていく. 一方, 5000 個のパルスパケットによる STDP 学習を終えた段階においては, ベクトルが特定のポイント $((\sigma_{in}, p_{in}) = (1, 1))$ に収束する領域が現れる (図 5.10 (b)). このような同期発火の伝搬は実際の大脳皮質において, 観測されており syn-fire chain と呼ばれている [60–64], 更に, STDP の学習が進行すると, 図 5.10 (c) に示される 5500 パルスパケット入力後の結果のように, ほとんどすべてのベクトルが $(\sigma_{in}, p_{in}) = (1, 1)$ に収束する. これは STDP 学習が適用され続けた結果, ネットワークがどのような入力に対しても, 同じ伝搬パターンで応答する過学習状態に移行したと言える.

次に, IB ニューロンによって構成された階層型ニューラルネットワークにおける結果を図 5.11 に示す. STDP 学習の初期段階では, 2000 個のパルスパケット入力後の結果である図 5.11 (a) のように, すべてのベクトルが高い時間分散 σ と低い発火確率 p の領域に向かう. そして, 4000 個のパルスパケット入力後において図 5.11 (b) のように, $(\sigma_{in}, p_{in}) = (1, 1)$ にベクトルが収束する領域が現れ, 適度な学習が達成される. 更に学習が進行すると 5000 個のパルスパケット入力後の結果 (図 5.11 (c)) のように, 過学習状態に移行する. CH ニューロンによって構成された階層型ニューラルネットワークにおける

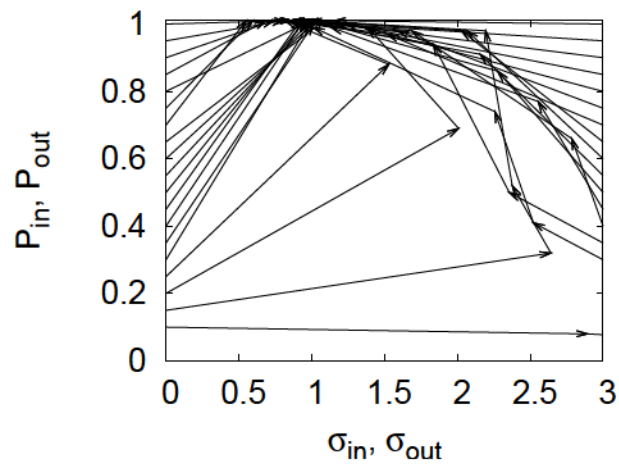
結果では、適度な学習状態と過学習への移行はそれぞれ、3500 と 4000 個のパルスパケットの入力によって生じる (図 5.12). このように CH, IB, RS の場合で、それぞれ 3500, 4000, 5000 パルスパケット入力後に適度な学習状態が達成されることから、post ニューロンにおける発火頻度の高さに応じて、適度な学習状態が達成される時期が決まることが確認された.



(a)

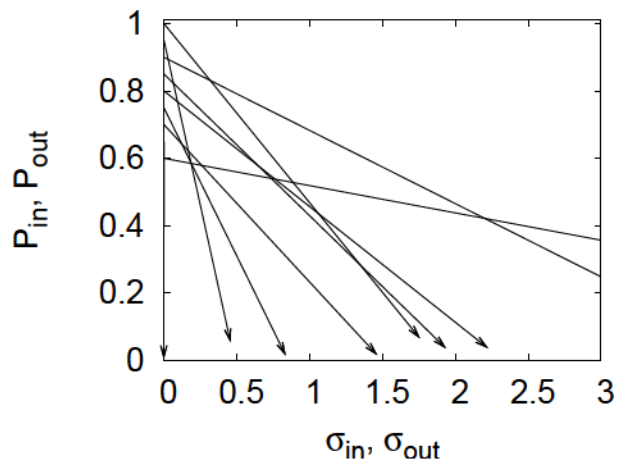


(b)

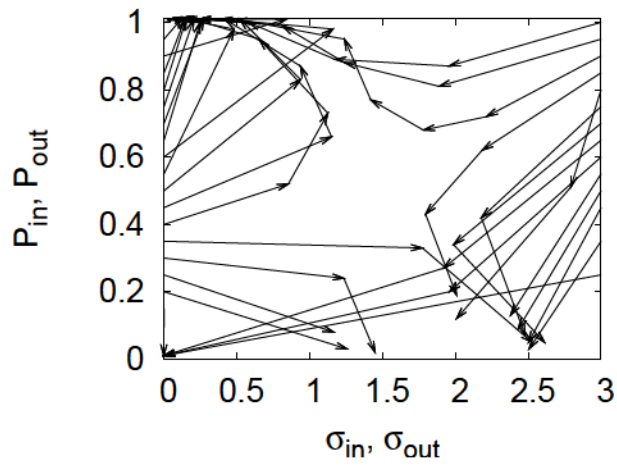


(c)

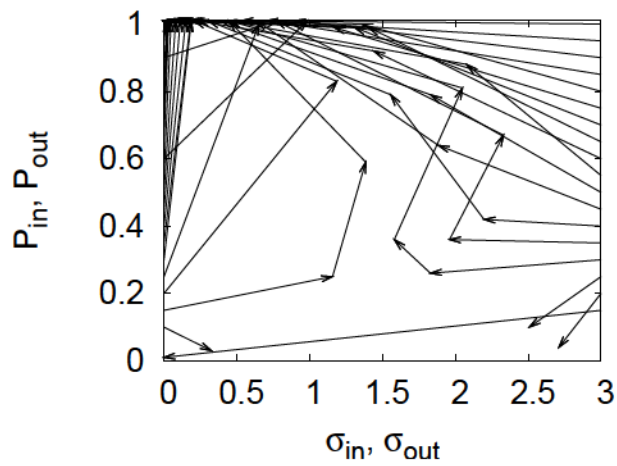
図 5.10 各 STDP の学習段階における RS ニューロンによって構成された階層型ニューラルネットワーク中の同期発火伝搬の安定性. (a) 2250 パルスパケット入力. (b) 5000 パルスパケット入力. (c) 5500 パルスパケット入力.



(a)

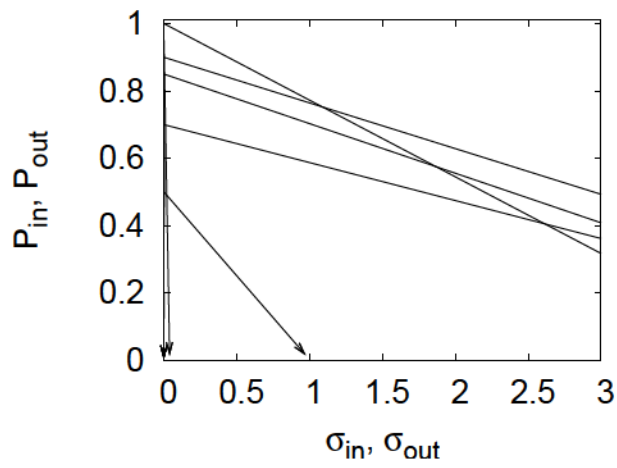


(b)

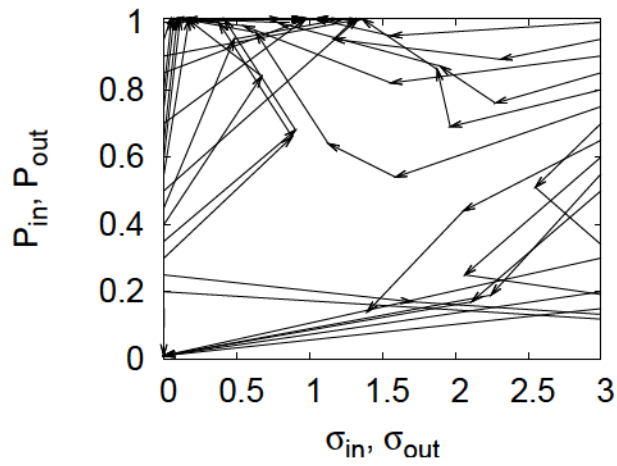


(c)

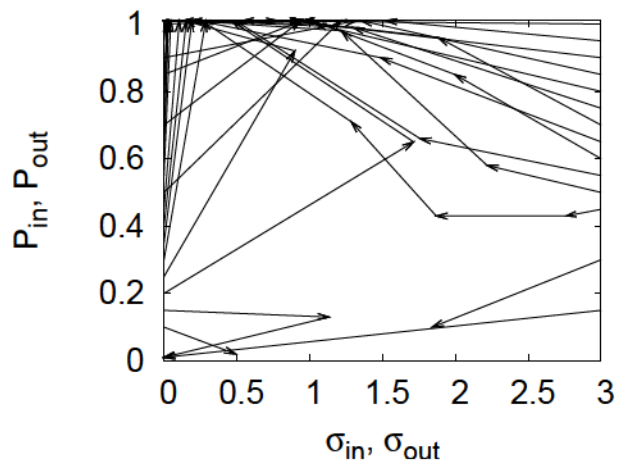
図 5.11 各 STDP の学習段階における IB ニューロンによって構成された階層型ニューラルネットワーク中の同期発火伝搬の安定性. (a) 2000 パルスパケット入力. (b) 4000 パルスパケット入力. (c) 5000 パルスパケット入力.



(a)



(b)



(c)

図 5.12 各 STDP の学習段階における CH ニューロンによって構成された階層型ニューラルネットワーク中の同期発火伝搬の安定性. (a) 1750 パルスパケット入力. (b) 3500 パルスパケット入力. (c) 4000 パルスパケット入力.

5.5 まとめ

本章では、ノイズの存在下での STDP を保持した Izhikevich ニューロンシステムにおける同期発火伝搬について評価を行った。その結果、適度なノイズ強度の下でシナプス結合強度が増強され、階層型ニューラルネットワークにおいて同期発火が安定して伝搬することを、RS、IB、CH という発火パターンの異なるそれぞれのシステムにおいて確認した。また、LIF モデルでは再現できない IB や CH といったバースト発火を起こすニューロンにおいては、シナプス結合強度の成長速度が速く、それによって同期発火の安定した伝搬が生じるレベルに短い学習時間で達することが明らかになった。

第6章 まとめと今後の課題

本研究では、ニューロンの発火タイミングに基づく脳の学習や情報処理に関連するテーマとして、スパイクングニューラルシステムにおけるカオス共鳴 (CR) と確率共鳴 (SR) の信号応答性に関する研究を行なった。

第2章では、まず SR の概念を説明する為に、双安定なポテンシャルを持つシステムを対象に、信号対ノイズ比 (SNR) と入出力相関を用いて、SR のノイズ依存性、信号強度依存性、信号周波数依存性について評価を行った。これにより、微弱な入力信号に対して、適切なノイズ強度の下で信号応答性が増強し、その応答性は周波数依存性を持つ SR の基本的な特性を有することが明らかになった。次に、CR の概念を説明する為に、cubic 離散写像システムという2対のカオスアトラクターを持つシステムにおいて、前述の2つの評価尺度を用いて、システムのオーダパラメータ、信号強度、信号周波数に対する信号応答性の評価を行った。その結果、カオスアトラクターが併合するオーダパラメータ付近で微弱な入力信号に応じてアトラクター間の往来が生じ、その度合は信号周波数に依存するという CR の基本特性を示すことが明らかになった。このように第2章では、双安定なポテンシャルを持つシステムや cubic 離散写像システムのような2対のアトラクターを持つシステムに対して、このアトラクター間の往来に着目することで信号応答性の評価を行った。一方、第3章以降で取り扱うスパイクングニューラルシステムにおいては、発火と非発火という2つの状態の往来に着目し CR と SR の評価を行った。

第3章では、小脳学習において運動誤差情報の伝達を担う下オリーブ (IO) ニューロンのモデルである Velarde-Llinás IO ニューロンモデルに着目し、単体の IO ニューロンと IO ニューロンの結合系を対象に、入力信号とそれに対する発火頻度のサイクルヒストグラムとの相互相関、及び相互情報量により、CR と SR の信号応答性を評価した。更に、信号応答時において、IO ニューロンの生理学的特性である、低発火頻度、閾値下振動状態及び非同期発火状態が保持されているかについても評価を行った。その結果、CR 信号応答性はこれらの生理学的特性を満たし、高い信号応答性能を保持することが確認された。一方、SR の信号応答性においては、これらの特性を満たすパラメータ領域は著しく限定され、CR の場合のような高い信号応答領域とこれらの特性との整合性は見られなかった。このことは、実際の IO 核においては、確率的ノイズではなく、カオスによって信号応答性の向上が担われている、すなわち CR が機能している可能性を示唆するものと考えられる。

第4章では、実験的に確認されている主要な発火パターンを再現でき、そのスパイクパ

ターンの多様性が高いモデルとして注目されている Izhikevich ニューロンモデルを取り上げ、その CR 信号応答性について評価を行った。まず、Izhikevich ニューロンモデルのような発火後のリセット動作によるシステム状態の跳躍が生じるシステムにおいても、カオス性の評価が行えるポアンカレ断面上のリアプノフ指数である PS-リアプノフ指数を導入した。この PS-リアプノフ指数の評価によって、Izhikevich ニューロンモデルは強カオス状態と弱カオス状態の2つの性質の異なるカオス状態を持つことが明らかになった。次に、Izhikevich ニューロンモデルにおける信号応答性をサイクルヒストグラムと入力信号間における相互相関量及び相互情報量を用い評価した。これによって、強カオス状態と弱カオス状態において、微弱な信号に対する高い信号応答、すなわち CR 信号応答性を確認した。更に、弱カオス状態は強カオス状態と比較して微弱な信号に対する感度が高く、即応的であることが明らかになった。

第5章では、シナプス前後の Pre ニューロンと Post ニューロンの発火タイミングに依存したシナプス可塑性 (Spike-Timing Dependent Plasticity (STDP)) を持つ、ノイズの存在下における Izhikevich ニューロンシステムの同期発火伝搬について評価を行った。その結果、適度なノイズ強度の下でシナプス結合強度が増強され、階層型ニューラルネットワークにおいて同期発火が安定して伝搬することを、regular spiking (RS), intrinsically bursting (IB), chattering (CH) という発火パターンの異なるそれぞれのシステムにおいて確認した。また、IB や CH といったバースト発火を起こすニューロンにおいては、シナプス結合強度の成長速度が速く、それによって同期発火の安定した伝搬が生じるレベルに短い学習時間で達することが明らかになった。

以上の取り組みにより、発火頻度に基づくニューラルシステムではなく、実際の脳・神経系のような発火タイミングによって情報伝達が担われるスパイクングニューラルシステムにおいて、SR と CR の特性とメカニズムが明らかとなった。これにより、実際の脳・神経系においても、カオスやノイズといったゆらぎによって、情報伝達が促進される可能性が示唆された。

今後の課題については次に挙げる通りである。第3章で取り上げた IO ニューロンシステムに関しては、IO ニューロンだけに閉じたシステムではなく、登上繊維やプルキンエ細胞、小脳核からのフィードバック等を考慮に入れた小脳学習システムにおける CR の機能性の評価が挙げられる。第4章で述べた Izhikevich ニューロンシステムに関しては、Izhikevich ニューロンの結合系におけるカオスと CR の評価を行うことが課題である。特に、本研究で導入した PS-リアプノフ指数を用いることで、第3章で取り扱った電気シナ

プス結合のような連続的な結合形態だけでなく，化学シナプス結合のような状態跳躍を含む結合形態においてもカオスやCRの評価が可能となると考えられる．第5章で取り扱ったSTDPを有するスパイクングニューロン系に関しては，1種類の発火特性を持つニューロンで，システムを構成するのではなく，実際の大脳皮質のように異なる発火特性を持つニューロンを混在させたニューロン系を対象に研究を進める必要がある．

本研究において示された以上の結果が，脳・神経系での情報処理特性の理解への一助となることが期待される．また近年，生体の持つ柔軟で頑健な情報処理のメカニズムに注目が集まっており，本研究において示されたスパイクングニューラルシステムにおけるSRやCRの優れた情報伝達特性が，将来その工学的応用につながってゆくことが期待される．

謝辞

本大学院での研究全体においてご指導を頂きました西村治彦教授に深く感謝の意を表します。更に、研究におけるご助言及びご議論を頂いた福井工業大学の山西輝也教授と情報通信研究機構脳情報通信融合研究センターの劉健勤主任研究員に感謝申し上げます。また、様々な局面において貴重なご意見を頂きました多くの先生方及び院生の方々に感謝致します。最後に、これまでの研究生生活を支えてくださった両親と妻に深く感謝し謝辞と致します。

参考文献

- [1] K. Wiesenfeld and F. Moss, "Stochastic Resonance and the Benefits Noise", *Nature*, vol.373, no.5, pp.33–36, Jan. 1995.
- [2] F. Moss and K. Wiesenfeld, "The Benefits of Background Noise", *Sci. Am.*, vol.273, no.2, pp.50–53, Aug. 1995.
- [3] L. Gammaitoni, P. Hänggi, P. Jung and F. Marchesoni, "Stochastic Resonance", *Rev. Mod. Phys.*, vol.70, no.1, pp.223–287, Jan. 1998.
- [4] R. Benzi, G. Parisi, A. Sutera and A. Vulpiani, "Stochastic resonance in climatic change", *Tellus*, vol. 34, no.1, pp.10–16, Feb. 1982.
- [5] P. Hänggi, "Stochastic Resonance in Biology", *ChemPhySchem*, vol.3, no.3 ,pp.285–290, Mar. 2002.
- [6] 森敏生, 甲斐昌一, "脳における確率共鳴現象", *電子情報通信学会論文誌 D-II*, vol.J85-D-II, no.6, pp.1093–1100, Jun. 2002.
- [7] T. L. Carrol and L. M. Pecora, "Stochastic Resonance and Crises", *Phys. Rev. Lett.*, vol.70, no.5, pp.576–579, Oct. 1993.
- [8] A. Crisanti, M. Felcioni, G. Paladin and A. Vulpiani, "Stochastic Resonance in Deterministic Chaotic Systems", *J. Phys. A*, vol.27, no.17, pp.597–603, Sep. 1994.
- [9] G. Nicolis, C. Nicolis and D. McKernan, "Stochastic Resonance in Chaotic Dynamics", *J. Stat. Phys.*, vol.70, no.1-2 , pp.125–139, Jan. 1993.
- [10] S. Sinha and B.K. Chakrabarti, "Deterministic SR in a Piecewise Linear Chaotic Map", *Phys. Rev. E*, vol.58, no. 6, pp.8009–8012, Dec.1998.
- [11] V.S. Anishchenko, A.B. Neiman and M.A. Safanova, "Stochastic Resonance in Chaotic Systems", *J. Stat. Phys.*, vol.70, no.1–2, pp.183–196, Jan. 1993.
- [12] V. S. Anishchenko, V. V. Astakhov, A. B. Neiman, T. E. Vadivasova, L. Schimansky-Geier: *Nonlinear Dynamics of Chaotic and Stochastic System*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, NewYork, London, Paris, Tokyo , Hong Kong, Barcelona ,Budapest, 2002.
- [13] 西村治彦, 信川創, 堅田尚郁, "カオス系における決定論的共鳴の特性評価", *信学技報 NLP*, 106号, no.275, pp.25–28, Sep. 2006.
- [14] 信川創, 西村治彦, 堅田尚郁, "カオスアトラクタ併合による cubic 離散写像及びカオスニューロン系におけるカオス共鳴", *電子情報通信学会論文誌 A*, Vol. J95-A, No.4,

- pp.357–366, Apr. 2012.
- [15] M.A. Aribib: *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, Cambridge, The MIT Press, Los Angeles, La Jolla, 2002.
- [16] H. Nishimura, N. Katada and K. Aihara, "Coherent Response in a Chaotic Neural Network", *Neural Processing Letters*, vol.12, no.1, pp.49–58, Aug. 2000.
- [17] 西村 治彦, 合原 一幸, "ニューラルネットワークとカオスの共働", *計測と制御*, vol.39, no.3, pp.162–168, Mar. 2000.
- [18] N. Schweighofer, K. Doya, H. Fukai, J. V. Chiron, T. Furukawa, M. Kawato, "Chaos may enhance information transmission in the inferior olive", *PNAS*, vol.101, no.13, pp.4655–4660, Mar. 2004.
- [19] M.I. Rabinovich, P. Varona, A.I. Selverston, H.D.I. Abarbanel, "Dynamical principles in neuroscience", *Rev. Mod. Phys.*, vol.78, no.4, pp.1213–1265, Nov. 2006.
- [20] M.G. Velarde, V.I. Nekorkin, V.B. Kazantsev, V.I. Makarenko, R. Llinás, "Modeling inferior olive neuron dynamics", *Neural Networks*, vol.15, no.1, pp.5–10, Jan. 2002.
- [21] R. Llinás, E. Leznik, V.I. Makarenko, "On the Amazing Olivocerebellar System", *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, vol.978, pp.258–272, Dec. 2002.
- [22] E. M. Izhikevich, "Simple Model of Spiking Neurons", *IEEE Transactions on Neural Networks*, vol.14, no.6, pp.1569–1572, Nov. 2004.
- [23] E. M. Izhikevich, "Which Model to Use for Cortical Spiking Neurons?", *IEEE Transactions on Neural Networks*, vol.15, no.5, pp.1063–1070, Sep. 2004.
- [24] 信川 創, 西村治彦, 堅田尚郁, "下オリーブニューロンの FitzHugh-Nagumo 型モデルにおけるカオス共鳴現象", *信学技報 NC*, 107 号, no.542, pp.415–420, Mar. 2008.
- [25] 信川 創, 西村治彦, 堅田尚郁, "下オリーブニューロンモデルにおける信号応答性能の解析", 第 38 回知能システムシンポジウム資料, CN:11 SY 005, pp.1–6, Mar. 2011.
- [26] 信川 創, 西村治彦, "下オリーブニューロンの Velarde-Llinás モデルにおける信号応答性能", *電子情報通信学会論文誌 A*, Vol. J96-A, No.1, pp.1–11, Jan 2012.
- [27] 信川 創, 西村治彦, 堅田尚郁, "下オリーブニューロンモデル結合系における信号伝達性能の解析", *信学技報 NLP*, 110 号, no.456, pp.153–158, Mar. 2011.
- [28] S. Nobukawa, H. Nishimura and N. Katada, "Efficiency Analysis of Signal Response in Coupled Inferior Olive Neurons with Velarde-Llinás model", *Proceedings of 2011 International Symposium on Nonlinear Theory and its Applications (NOLTA2011)*, no.8147,

- pp.423–426, Sep. 2011.
- [29] S. Nobukawa, H. Nishimura, "Characteristic of Signal Response in Coupled Inferior Olive Neurons with Velarde-Llinás Model" , Proceedings of SICE Annual Conference (SICE2013), Sep. 2013 (accepted).
- [30] S. Nobukawa, H. Nishimura, T. Yamanishi, J.-O. Liu, "Signal Response Efficiency in Izhikevich Neuron Model" , Proceedings of SICE Annual Conference (SICE2011), pp.1242–1247, Sep. 2011.
- [31] S. Nobukawa, H. Nishimura, T. Yamanishi, J.-O. Liu, "Chaotic Resonance in Izhikevich Neuron Model and Its Assembly" , Proceedings of The 6th International Conference on Soft Computing and Intelligent Systems, The 13th International Symposium on Advanced Intelligent Systems(SCIS-ISIS2012), pp.49–54, Nov. 2012.
- [32] S. Nobukawa, H. Nishimura, T. Yamanishi, J.-O. Liu, "Analysis of Chaotic Resonance in Izhikevich Neuron Model", Springer Lecture Notes in Computer Science (LNCS) Transactions on Computational Science (submitted).
- [33] 信川創, 西村治彦, "発火タイミング依存シナプス可塑性 (STDP) を有する Izhikevich ニューロン系における信号伝達性能", 第 55 回システム制御情報学会研究発表講演会講演論文集, pp.521–522, May. 2012.
- [34] S. Nobukawa, H. Nishimura, "Synchronous Spike Propagation in Izhikevich Neuron System with Spike-Timing Dependent Plasticity", Proceedings of SICE Annual Conference (SICE2012), pp.453-458, Aug. 2012.
- [35] D. Marr, "A theory of cerebellar cortex", Journal of Physiology, vol.202, pp.437–470, Jun. 1969.
- [36] J.S. Albus, "A theory of cerebellar function", Mathematical Biosciences, vol.10, no.1–2, pp.25–61, Feb. 1971.
- [37] S. Kitazawa, D.M. Wolpert, "Rhythmicity, randomness and synchrony in climbing fiber signals", Trends in Neurosciences , vol.28, no.11, pp.611–619, Nov. 2005.
- [38] M. Ito, M. Sakurai, P. Tongroach, "Climbing fibre induced depression of both mossy fibre responsiveness and glutamate sensitivity of cerebellar Purkinje cells" , Journal of Physiology, vol. 324, pp.113–134, Jan. 1982.
- [39] G. Bi, M. Poo, "Synaptic Modifications in Cultured Hippocampal Neurons: Dependence on Spike Timing, Synaptic Strength, and Postsynaptic Cell Type", The Journal of

- Neuroscience”, vol.18, no.24, pp.10464–10472, Dec. 1998.
- [40] S. Song, K.D. Miller, L.F. Abbott, ”Competitive Hebbian learning through spike-timing-dependent synaptic plasticity” , Nature Neuroscience, vol.3, pp.919 – 926, Sep. 2000.
- [41] L.F. Abbott, S.B. Nelson, ”Synaptic plasticity: taming the beast”, Nature Neuroscience, vol.3, pp.1178–1183, Nov. 2000.
- [42] A. Latham, D.H. Paul, ”Spontaneous activity of cerebellar Purkinje cells and their responses to impulses in climbing fibres”, Journal of Physiology, vol.213, pp.135–156, Feb. 1971.
- [43] R. Llinás, Y. Yarom, ” Properties and distribution of ionic conductances generating electroresponsiveness of mammalian inferior olivary neurones in vitro. ”, J. Physiology, vol.315, pp.569–584, Jun. 1981.
- [44] R. Llinás, Y. Yarom, ” Electrophysiology of mammalian inferior olivary neurones in vitro. Different types of voltage-dependent ionic conductances. ”, J. Physiology, vol.315, pp.549–567, Jun. 1981.
- [45] R. Llinás, Y. Yarom, ”Oscillatory properties of guinea-pig inferior olivary neurones and their pharmacological modulation”, J. Physiology, vol.376, pp.163–182, Jul. 1986.
- [46] N. Schweighofer, K. Doya, M. Kawato, ”Electrophysiological Properties of Inferior Olive Neurons: A Compartmental Model” , J. Neurophysiol. , vol.82, no.2, pp.804–817, Aug. 1999.
- [47] Y. Katori, E.J. Lang, M. Onizuka, M. Kawato, K. Aihara, ”Quantitative modeling of spatio-temporal dynamics of inferior olive neurons with a simple conductance-based model”, Int. J. Bifurcat. Chaos, vol.20, no.3, pp.583–603, Mar. 2010.
- [48] Y. Kobayashi, K. Kawano, A. Takemura, Y. Inoue, T. Kitama, H. Gomi, M. Kawato, ”Temporal Firing Patterns of Purkinje Cells in the Cerebellar Ventral Paraflocculus During Ocular Following Responses in Monkeys II. Complex Spikes”, Journal of Physiology, vol.80, no.2, pp.832–848, Aug. 1998.
- [49] P.F.C. Gilbert, W.T. Thach, ”Purkinje cell activity during motor learning”, Brain Research, vol.128, no.2, pp.309–328 , Jun. 1977.
- [50] I.T. Tokuda, C.E. Hanb, K. Aihara, M. Kawato, N. Schweighofer, ”The role of chaotic resonance in cerebellar learning”, Neural Networks, vol.23, no.7, pp.836–842, Sep. 2010.

- [51] V. Makarenko, R. Llinás, "Experimentally determined chaotic phase synchronization in a neuronal system", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol.95, no.26, pp.15747–15752, Dec. 1998.
- [52] X-J. Wang, G Buzsáki, "Gamma Oscillation by Synaptic Inhibition in a Hippocampal Interneuronal Network Model", *J. Neuroscience*, vol.16, no.20, pp.6402–6413, Oct. 1996.
- [53] T.S. Parker, L.O. Chua: *Practical Numerical Algorithms for Chaotic Systems*, Springer-Verlag, 1989.
- [54] A.S. Pikovsky, J. Kurths, "Coherence resonance in a noise-driven excitable system", *Phys. Rev. Lett.*, vol.78, no.5, pp.775–778, Feb. 1997.
- [55] A. Tamura, T. Ueta, S. Tsuji, "Bifurcation analysis of Izhikevich neuron model" *Dynamics of continuous, discrete and impulsive systems, mathematical analysis Ser.A*, vol.16, no.6, pp.759–775, 2009.
- [56] G. A. Gottwald, I. Melbourne, "A new test for chaos in deterministic systems", *Proc. R. Soc. Ser.A*, vol.460, no.2042, pp.603–611, Feb. 2004.
- [57] Y. Kim, "Identification of Dynamical States in Stimulated Izhikevich Neuron Models by Using a 0-1 Test" *Journal of the Korean Physical Society*, vol.57, no.6, pp.1363–1368, Dec. 2010.
- [58] T. Fushki, K. Aihara, "A Phenomenon Like Stochastic Resonance in the Process of Spike-Timing Dependent Synaptic Plasticity", *IEICE TRANSACTIONS on Fundamentals of Electronics, Communications and Computer Sciences*, vol.E85-A, no.10, pp.2377–2380, Oct. 2002.
- [59] E.M. Izhikevich, "Polychronization: Computation with Spikes", *Neural Computation*, vol.18, no.2, pp.245–282, Mar. 2006.
- [60] M. Abeles: *Corticonics Neural Circuits of the Cerebral Cortex*, Cambridge University Press, 1991.
- [61] M. Abeles, E. Vaadia, H. Bergman, Y. Prut, I. Haalman, H. Slovin, "Dynamics of neuronal interactions in the frontal cortex of behaving monkeys", *Concepts Neurosci*, vol.4, no.2 pp.131–158, 1993.
- [62] R.H.R. Hahnloser, A.A. Kozhevnikov, M.S. Fee, "An ultra-sparse code underlies the generation of neural sequences in a songbird", *Nature*, vol.419, no.6902, pp.65–70, Sep.

2002.

- [63] M. Diesmann, M-O. Gewaltig, A. Aertsen, "Stable propagation of synchronous spiking in cortical neural networks" , *Nature*, vol.402, no.6761, pp.529–533, Jun. 1999.
- [64] Y. Aviel, C. Mehring, M. Abeles, D. Horn, "On embedding synfire chains in a balanced network", *Neural Computation*, vol.15, no.6, pp.1321–1340, Jun. 2003.

付録 本研究で用いたプログラムソース例

本研究では、各章での評価の為に多くのプログラムの作成を行った。具体的には、2章ではリアプノフ指数 λ と信号対ノイズ比 (SNR)、相関係数の評価プログラム、3章ではサイクルヒストグラムと入力信号の相関係数や相互情報量、コヒーレンス尺度 K , P_1 , 逆コヒーレンス尺度 R , FSR , 固有相関量 τ_c , 最大リアプノフ指数 λ_1 の評価プログラム、4章ではポアンカレ断面 (PS) 上におけるリアプノフ指数 (PS-リアプノフ指数) の評価プログラム、5章では、STDP 学習と同期発火伝搬の評価プログラムなどである。ここでは、その典型例として以下の3つについてのみ示しておく。

A 第3章での最大リアプノフ指数 λ_1 を算出するプログラムソース

```
1 //Lyapunov_spectrum.h
2 #include<stdio.h>
3 #include<math.h>
4
5 //空間の次元
6 #define LS_N 6
7 #define TRANSITION 5000
8
9 //Ls
10 #define D0 pow(10,-5)
11 #define REP pow(10,6)
12 #define TAU pow(10,-3)
13
14 void Lyapunov_spectrum(double *x,double t,double dydt_in[LS_N]);
15 void MAX_Lyapunov_expornent(double *x,double t,double dydt_in[LS_N]);

1 //Lyapunov_spectrum.c
2 #include<stdio.h>
3 #include<math.h>
4 #include"Lyapunov_spectrum.h"
5
6 #include<gsl/gsl_errno.h>
7 #include<gsl/gsl_matrix.h>
8 #include<gsl/gsl_odeiv.h>
9 #define A 1.8
10 #define B 0.5
11 #define GAMMA 0.21
12 #define OMEGA2 0.63
13 #define EPSILON 0.01
14 // #define H 0.5
15 #define I1 0.9
16 #define I2 -0.7
17 struct multiple_parameters
18 {
19     double alpha;
20     double beta;
21     double gamma;
22     double omega2;
```

```

23     double epsilon;
24     double i1;
25     double i2;
26     double h;
27 };
28
29 void Gram_Schmidt(double w[LS_N][LS_N]);
30 double InnerProduct(double *x,double *y);
31 double normed_vector(double *v);
32 void L(double *x,double *t,double t1,double p_dydt_in[LS_N]);
33 void update(double d0[LS_N][LS_N],double d0tau[LS_N][LS_N]);
34 void lambdapla(double d0[LS_N][LS_N],double lambda[LS_N]);
35 void spectrum(double lambda[LS_N]);
36 double func_f(double u);
37 double func_g(double w);
38 int func(double t,const double y[],double f[],void *params);
39 double stimulus_I(double t);
40
41 double ALPHA,BETA,H;
42 FILE *fp;
43 double A_st=0.001,H;
44
45 double stimulus_I(double t)
46 {
47     double f_st=0.01;
48
49     return A_st*sin(2.*M_PI*f_st*t);
50 }
51
52 void spectrum(double lambda[LS_N])
53 {
54     double l[LS_N];
55     int i,j;
56
57     for(i=0;i<LS_N-1;i++)
58     {
59         l[i+1]=lambda[i+1]-lambda[i];
60     }
61     for(i=1;i<LS_N;i++) lambda[i]=l[i];
62 }
63
64 void lambdapla(double d0tau[LS_N][LS_N],double lambda[LS_N])
65 {
66     int i,j;
67     double n;
68
69     for(j=0;j<LS_N;j++)
70     {
71         n=1;
72         for(i=0;i<=j;i++)
73         {
74             n*=normed_vector(d0tau[i]);
75         }
76         lambda[j]+=log(n/pow(D0,(double)(j+1)));
77     }
78 }
79
80 void update(double d0[LS_N][LS_N],double d0tau[LS_N][LS_N])
81 {
82     int i,j,l;

```

```

83     double nd0,ndtau;
84     for(i=0;i<LS_N;i++)
85         {
86             nd0=normed_vector(d0[i]);
87             ndtau=normed_vector(d0tau[i]);
88             for(j=0;j<LS_N;j++)
89             {
90                 d0[i][j]=nd0/ndtau*d0tau[i][j];
91             }
92         }
93     }
94
95 void Gram_Schmidt(double w[LS_N][LS_N])
96 {
97     int i,j,l;
98     double a;
99
100    for(i=0;i<LS_N;i++)
101        {
102            for(j=0;j<i;j++)
103            {
104                a=InnerProduct(w[i],w[j])/InnerProduct(w[j],w[j]);
105                for(l=0;l<LS_N;l++)
106                    {
107                        w[i][l]-=a*w[j][l];
108                    }
109            }
110        }
111    }
112
113 double InnerProduct(double *x,double *y)
114 {
115     int i;
116     double ip=0;
117     for(i=0;i<LS_N;i++) ip+=x[i]*y[i];
118     return ip;
119 }
120
121 double normed_vector(double *v)
122 {
123     int i;
124     double n=0;
125     for(i=0;i<LS_N;i++) n+=v[i]*v[i];
126     return sqrt(n);
127 }
128
129 double func_f(double u)
130 {
131     if(u<A) return -1.5*u;
132     if(u>4) return -1.6*u-1.7*A+7.2;
133     return 0.2*u-1.7*A;
134 }
135
136 double func_g(double w)
137 {
138     if(w<B) return -2.*w;
139     if(w>1.) return -5.*w-5.*B+8.;
140     return 3.*w-5.*B;
141 }
142

```

```

143 int func(double t,const double y[],double f[],void *params)
144 {
145
146     double alpha=((struct multiple_parameters *)params)->alpha;
147     double beta=((struct multiple_parameters *)params)->beta;
148     double gamma=((struct multiple_parameters *)params)->gamma;
149     double omega2=((struct multiple_parameters *)params)->omega2;
150     double epsilon=((struct multiple_parameters *)params)->epsilon;
151     double i1=((struct multiple_parameters *)params)->i1;
152     double i2=((struct multiple_parameters *)params)->i2;
153     double h=((struct multiple_parameters *)params)->h;
154
155     f[0]=y[1];
156     f[1]=(gamma*(1.+alpha*y[4])-y[0]*y[0])*y[1]
157         -omega2*(1.+beta*y[4])*y[0];
158     f[2]=1./epsilon*(func_g(y[2])-y[3]-y[0]);
159     f[3]=0.5*(y[2]-i2)*(y[2]*y[2]+0.1);
160     f[4]=1./epsilon*(func_f(y[4])-y[5]+h*y[2]+stimulus_I(t));
161     f[5]=0.05*(y[4]-(i1))*(y[4]*y[4]+0.5);
162
163     return GSL_SUCCESS;
164 }
165
166
167 void L(double *x,double *t,double t1,double p_dydt_in[LS_N])
168 {
169     const gsl_odeiv_step_type *T=gsl_odeiv_step_rk4;
170     gsl_odeiv_step *s=gsl_odeiv_step_alloc(T,LS_N);
171     struct multiple_parameters p;
172
173     double xx[LS_N];
174     int i;
175
176     p.alpha=ALPHA;
177     p.beta=BETA;
178     p.gamma=GAMMA;
179     p.omega2=OMEGA2;
180     p.epsilon=EPSILON;
181     p.i1=I1;
182     p.i2=I2;
183     p.h=H;
184
185
186     gsl_odeiv_system sys={func,NULL,LS_N,&p};
187
188     double h=1e-3,tt;
189     double y[LS_N],y_err[LS_N];
190     double dydt_in[LS_N],dydt_out[LS_N];
191
192     GSL_ODEIV_FN_EVAL(&sys,*t,y,dydt_in);
193
194     for(i=0;i<LS_N;i++)
195     {
196         y[i]=x[i];
197         dydt_in[i]=p_dydt_in[i];
198     }
199
200     while(*t<t1)
201     {
202         int status=gsl_odeiv_step_apply

```

```

203 (s,*t,h,y,y_err,dydt_in,dydt_out,&sys);
204     if(status !=GSL_SUCCESS) break;
205     for(i=0;i<LS_N;i++) dydt_in[i]=dydt_out[i];
206     (*t)+=h;
207     //fprintf(stdout,"%le %le %le\n",y[0],y[1],y[2]);
208 }
209
210 for(i=0;i<LS_N;i++) x[i]=y[i];
211 gsl_odeiv_step_free(s);
212 }
213
214 void MAX_Lyapunov_exporment(double *x,double t,double dydt_in[LS_N])
215 {
216     double d0[LS_N],lambda=0,buf[LS_N],buf_t,_x[LS_N],d0tau[LS_N],
217         nd0,ndtau,_dydt_in[LS_N];
218     int i,n;
219     //d0 の初期値の設定
220     for(i=0;i<LS_N;i++) d0[i]=0;
221     d0[0]=D0;
222
223     for(n=0;n<REP;n++)
224     {
225         //buf
226         for(i=0;i<LS_N;i++) buf[i]=x[i];
227         //d0tau の計算
228         buf_t=t;
229         L(x,&buf_t,buf_t+TAU,dydt_in);
230         for(i=0;i<LS_N;i++)
231         {
232             _x[i]=buf[i]+d0[i];
233             _dydt_in[i]=dydt_in[i];
234         }
235         buf_t=t;
236         L(_x,&buf_t,buf_t+TAU,_dydt_in);
237         for(i=0;i<LS_N;i++) d0tau[i]=_x[i]-x[i];
238
239         t=buf_t;
240
241         lambda+=log(normed_vector(d0tau)/D0);
242
243         nd0=normed_vector(d0);
244         ndtau=normed_vector(d0tau);
245
246         for(i=0;i<LS_N;i++) d0[i]=nd0/ndtau*d0tau[i];
247     }
248
249     fprintf(stdout,"%le %le\n",H,lambda/(REP*TAU));
250     fprintf(stderr,"%le %le\n",H,lambda/(REP*TAU));
251 }
252
253 void Lyapunov_spectrum(double *x,double t,double dydt_in[LS_N])
254 {
255     double d0[LS_N][LS_N],d1[LS_N][LS_N],d0tau[LS_N][LS_N],_x[LS_N],
256         buf[LS_N],norm[LS_N],lambda[LS_N],crossd1[LS_N],crossd2[LS_N],
257         crossdbuf[LS_N],buf_t,_dydt_in[LS_N];
258     int i,j,rep,n;
259     FILE *fp;
260
261     //d0 の初期値の設定
262     for(i=0;i<LS_N;i++)

```



```

263     {
264         for(j=0;j<LS_N;j++)
265     {
266         if(i==j) d0[i][j]=D0;
267         else d0[i][j]=0;
268     }
269     }
270
271
272     for(i=0;i<LS_N;i++) lambda[i]=0;
273
274     for(n=0;n<REP;n++)
275     {
276         //buf
277         for(i=0;i<LS_N;i++) buf[i]=x[i];
278         //d0tau の計算
279         buf_t=t;
280         L(x,&buf_t,buf_t+TAU,dydt_in);
281         //fprintf(stdout,"%le %le %le\n",x[0],x[1],x[2]);
282         for(i=0;i<LS_N;i++)
283     {
284         for(j=0;j<LS_N;j++)
285         {
286             _x[j]=buf[j]+d0[i][j];
287             _dydt_in[i]=dydt_in[i];
288         }
289
290         buf_t=t;
291         L(_x,&buf_t,buf_t+TAU,_dydt_in);
292         for(j=0;j<LS_N;j++)
293         {
294             d0tau[i][j]=_x[j]-x[j];
295         }
296     }
297
298         t=buf_t;
299
300         //グラム・シュミットの直交化法
301         Gram_Schmidt(d0tau);
302
303         lambdapla(d0tau,lambda);
304         update(d0,d0tau);
305     }
306
307     for(i=0;i<LS_N;i++)
308     {
309         lambda[i]=lambda[i]/(REP*TAU);
310     }
311
312     spectrum(lambda);
313
314     fp=fopen("1.dat","a+");
315     fprintf(fp,"%le %le\n",REP,lambda[0]);
316     fclose(fp);
317
318     fp=fopen("2.dat","a+");
319     fprintf(fp,"%le %le\n",REP,lambda[1]);
320     fclose(fp);
321
322     fp=fopen("3.dat","a+");

```

```

323     fprintf(fp,"%le %le\n",REP,lambda[2]);
324     fclose(fp);
325
326     fp=fopen("4.dat","a+");
327     fprintf(fp,"%le %le\n",REP,lambda[3]);
328     fclose(fp);
329
330     fp=fopen("5.dat","a+");
331     fprintf(fp,"%le %le\n",REP,lambda[4]);
332     fclose(fp);
333
334     fp=fopen("6.dat","a+");
335     fprintf(fp,"%le %le\n",REP,lambda[5]);
336     fclose(fp);
337 }
338
339
340 int main(void)
341 {
342     char filename[100];
343
344     ALPHA=0.95;
345     BETA=0.9;
346
347     for(H=-3.11;H<=-3.09;H+=0.0005)
348     {
349
350         double x[LS_N]={1,1,1,1,1,1},dydt_in[LS_N]={0};
351         double t=0;
352
353         //過渡期
354         L(x,&t,500,dydt_in);
355
356         MAX_Lyapunov_expornent(x,t,dydt_in);
357     }
358
359     return 0;
360 }

```

B 第4章でのポアンカレ断面上におけるリアプノフ指数を算出するプログラムソース

```
1 #include<stdio.h>
2 #include<math.h>
3
4 #define N 2
5 #define Delta_T 1e-4
6 #define Scale 6
7 double a=0.2,b=2,c=-56,d=-16,I=-99;
8 double time,A_st=0.,f_st=0.1;
9
10 #define PLOT_SIZE 200
11
12
13 double GetNU(double u, double v)
14 {
15     return 0.04*v*v+5*v+140+I;
16 }
17
18 double GetNV(double u, double v)
19 {
20     return b*v;
21 }
22
23
24 double GetdiffV(double u, double v)
25 {
26     return 0.04*v*v+5*v+140-u+I;
27 }
28
29 double GetdiffU(double u, double v)
30 {
31     return a*(b*v-u);
32 }
33
34 double diff_model(double x0[N])
35 {
36     int i;
37     double x[N];
38     double temp_v;
39
40
41     x[0]=Delta_T*(0.04*x0[0]*x0[0]+5*x0[0]+140-x0[1]
42 +I+A_st*sin(2*M_PI*f_st*time))+x0[0];
43     x[1]=Delta_T*(a*(b*x0[0]-x0[1]))+x0[1];
44
45     temp_v=x[0];
46
47     if(x[0]>=30)
48     {
49         x[0]=c;
50         x[1]+=d;
51     }
52
53     for(i=0;i<N;i++)
54     {
```

```

55     x0[i]=x[i];
56     }
57
58     return temp_v;
59 }
60
61 int main(void)
62 {
63     double du,dv,norm;
64     double u,v;
65     FILE *field,*Null_v,*Null_u,*Plane;
66     double x[N];
67
68     //d=-16;
69     for(d=-18;d<=6;d+=0.01)
70         //for(d=-1;d<0;d+=0.002)
71         {
72             double sub_x[N],dtau,d0=1e-2,lambda=0;
73
74             x[0]=c;
75             x[1]=x[0]*b;
76
77
78
79             double fixed_point_v
80 =(-(5-b)-sqrt((5-b)*(5-b)-4*0.04*(140+I)))/(2*0.04),
81 fixed_point_u=b*fixed_point_v;
82             int bif_count=0,judge=1;
83
84
85
86             bif_count=0;
87
88
89             for(time=0;time<1000;time+=Delta_T)
90         {
91             diff_model(x);
92         }
93
94             sub_x[0]=x[0];
95             sub_x[1]=x[1]+d0;
96
97             int f_i=0,f_s=0,s_judge=1;
98             double u_m,u_s,t_m,t_s;
99
100            t_m=time;
101            t_s=time;
102
103            for(time=1000;time<51000;time+=Delta_T)
104        {
105
106
107
108            diff_model(x);
109            diff_model(sub_x);
110
111            if(x[0]>fixed_point_v&& x[1]<fixed_point_u
112                && judge==0&& (time-t_m)>5)
113                {
114

```

```

115     f_i=1;
116     u_m=x[1];
117     t_m=time;
118     judge=1;
119
120 }
121
122 if(sub_x[0]>fixed_point_v&&sub_x[1]<fixed_point_u
123     &&s_judge==0&&(time-t_s)>5)
124     {
125
126         f_s=1;
127         u_s=sub_x[1];
128         //sub_x[0]=x[0];
129         //sub_x[1]=x[1]+d0;
130         s_judge=1;
131         t_s=time;
132         //fprintf(stderr,"%lf\n",time);
133
134     }
135
136
137 if(x[0]<fixed_point_v)
138     {
139         judge=0;
140     }
141
142 if(sub_x[0]<fixed_point_v)
143     {
144         s_judge=0;
145     }
146
147 if(f_i==1&&f_s==1)
148     {
149         lambda+=log(fabs(u_m-u_s)/d0);
150         bif_count++;
151         f_i=0;
152         f_s=0;
153         sub_x[0]=x[0];
154         sub_x[1]=x[1]+d0;
155     }
156
157 }
158
159     fprintf(stdout,"%lf %lf\n",d,lambda/bif_count);
160     fprintf(stderr,"%lf %lf\n",d,lambda/bif_count);
161 }
162
163 return 0;
164 }

```

C 第5章でのSTDP則に従って学習を進行させ、同期発火伝搬の評価を行うプログラムソース

```
1 #include <stdio.h>
2 #include<math.h>
3 #include <gsl/gsl_rng.h>
4 #include <gsl/gsl_randist.h>
5
6 //Differential equation parameter
7 #define Period_T 20
8 #define Delta_T 0.01
9 #define Neuron_Number 100
10 #define Max_Input_Sigma 3
11 double Input_Sigma;
12 #define Max_Variability 3*Max_Input_Sigma
13 double Variability;
14 #define Packet_Number 5500//Number of Maximum jth packet
15 double Dn=0;
16 int Firing_time;
17
18 #define N 2//Dimension of differential equation
19 double a=0.02,b=0.2,c=-65,d=8;//(RS)
20
21 //STDP parameter
22 #define Upper_Limit_LTP 100
23 #define Upper_Limit_LTD 100
24 #define Q_MAX (100+1)
25 #define TAU1 20
26 #define TAU2 20
27 #define a1 0.1
28 #define a2 0.12
29
30 struct STDP
31 {
32     double value;
33     double cou;
34 } LTP[Neuron_Number][Q_MAX],
35   LTD[Q_MAX];
36
37 int LTP_q_f[Neuron_Number]={0};
38 int LTP_q_l[Neuron_Number]={0};
39
40 int LTD_q_f=0;
41 int LTD_q_l=0;
42
43 double Weight[Neuron_Number];
44
45 //prototype declaration
46 void func_input();
47 double diff_model(double x0[N],double I);
48 double get_input_value(int neuron,double time);
49 void LTP_enqueue(int neuron);
50 void LTP_dequeue(int neuron);
51 void LTD_enqueue();
52 void LTD_dequeue();
53
54 //Value of Random number
55 const gsl_rng_type * T;
56 gsl_rng * r;
```

```

57
58 //Input from pre neuron
59 char Input[Neuron_Number][Packet_Number]
60 [(int)(2*Max_Variability/Delta_T)];
61
62 void LTP_enqueue(int neuron)
63 {
64     //last の次が first ならば
65     if((LTP_q_l[neuron]+1)%Q_MAX== LTP_q_f[neuron])
66     {
67         fprintf(stderr,"Buffer Over flow");
68         exit(1);
69     }
70     else
71     {
72         //キューに新しい値を入れる。
73         LTP[neuron][LTP_q_l[neuron]].value=a1;
74         LTP[neuron][LTP_q_l[neuron]].cou=0;
75
76         LTP_q_l[neuron]=(LTP_q_l[neuron]+1)%Q_MAX;
77     }
78 }
79
80 void LTP_dequeue(int neuron)
81 {
82
83     if(LTP_q_f[neuron]==LTP_q_l[neuron])
84     {
85         //キューにデータがない場合
86         return ;
87     }
88     else
89     {
90         LTP[neuron][LTP_q_f[neuron]].value=0;
91         LTP[neuron][LTP_q_f[neuron]].cou=0;
92
93         LTP_q_f[neuron]=(LTP_q_f[neuron]+1)%Q_MAX;
94         return;
95     }
96
97 }
98
99 void LTD_enqueue()
100 {
101     //last の次が first ならば
102     if((LTD_q_l+1)%Q_MAX== LTD_q_f)
103     {
104         fprintf(stderr,"Buffer Over flow");
105         exit(1);
106     }
107     else
108     {
109         //キューに新しい値を入れる。
110         LTD[LTD_q_l].value=a2;
111         LTD[LTD_q_l].cou=0;
112
113         LTD_q_l=(LTD_q_l+1)%Q_MAX;
114     }
115 }
116

```

```

117 void LTD_dequeue()
118 {
119
120     if(LTD_q_f==LTD_q_l)
121     {
122         //キューにデータがない場合
123         return;
124     }
125     else
126     {
127         LTD[LTD_q_f].value=0;
128         LTD[LTD_q_f].cou=0;
129
130         LTD_q_f=(LTD_q_f+1)%Q_MAX;
131         return;
132     }
133
134 }
135
136 double diff_model(double x0[N],double I)
137 {
138     int i;
139     double x[N];
140     double temp_v;
141
142
143     x[0]=Delta_T*(0.04*x0[0]*x0[0]+5*x0[0]+140-x0[1]+I)
144         +Dn* gsl_ran_gaussian (r,1)*sqrt(Delta_T)+x0[0];
145     x[1]=Delta_T*(a*(b*x0[0]-x0[1]))+x0[1];
146
147     temp_v=x[0];
148
149     if(x[0]>=30)
150     {
151         x[0]=c;
152         x[1]+=d;
153     }
154
155     for(i=0;i<N;i++)
156     {
157         x0[i]=x[i];
158     }
159
160     return temp_v;
161 }
162
163 void func_input()
164 {
165
166     int i,j,t,firing_time;
167
168     //Initialize Input[] [] []
169     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
170     {
171
172         for(j=0;j<Packet_Number;j++)
173     {
174         for(t=0;t<(int)(2*Variability/Delta_T);t++)
175             Input[i][j][t]=0;
176     }

```



```

177     }
178     //double gsl_ran_gaussian (const gsl_rng * r, double sigma)
179     //mean:0, standard deviation:sigma
180
181     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
182     {
183         for(j=0;j<Packet_Number;j++)
184     {
185
186         do
187         {
188             firing_time=(int)((Variability/Delta_T)
189 +gsl_ran_gaussian (r,Input_Sigma/Delta_T));
190             }while(abs(firing_time)>(int)(2*Variability/Delta_T));
191
192
193     Input[i][j][firing_time]=1;
194 }
195     }
196
197     /*
198     for(j=0;j<2*Period_T/Delta_T;j++)
199     {
200         double sum=0;
201         for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
202         {
203             sum+=Input[i][j];
204         }
205         printf("%lf\n",sum);
206     }
207     */
208
209 }
210
211 void eval_func_input(void)
212 {
213
214     int i,ii,j,t,firing_time;
215
216     //Initialize Input[] [] []
217     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
218     {
219         ii=rand()%Neuron_Number;
220         for(j=0;j<10;j++)
221     {
222         for(t=0;t<(int)(2*Max_Variability/Delta_T);t++)
223             Input[i][j][t]=0;
224     }
225     }
226
227     //double gsl_ran_gaussian (const gsl_rng * r, double sigma)
228     //mean:0, standard deviation:sigma
229
230     for(i=0;i<Firing_time;i++)
231     {
232         ii=rand()%Neuron_Number;
233         for(j=0;j<10;j++)
234     {
235
236     do

```

```

237     {
238         firing_time=(int)((Variability/Delta_T)
239 +gsl_ran_gaussian (r,Input_Sigma/Delta_T));
240         }while(abs(firing_time)>(int)(2*Variability/Delta_T));
241
242
243     Input[ii][j][firing_time]=1;
244 }
245     }
246
247     /*
248     for(j=0;j<2*Period_T/Delta_T;j++)
249     {
250     double sum=0;
251     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
252     {
253     sum+=Input[i][j];
254     }
255     printf("%lf\n",sum);
256     }
257     */
258
259 }
260
261 double get_input_value(int neuron,double time)
262 {
263     int j,t,inj,enj;
264     double sum=0;
265
266     inj=(int)((time-Variability)/Period_T);
267     enj=(int)((time+Variability)/Period_T);
268
269     if(inj<0) inj=0;
270     if(enj>Packet_Number) enj=Packet_Number;
271
272     for(j=inj;j<enj;j++)
273     {
274         if(fabs(time-Period_T*(j+1))<Variability)
275     {
276         t=(int)((Variability+time-Period_T*(j+1))/Delta_T);
277         sum+=(double)Input[neuron][j][t];
278     }
279     }
280     return sum;
281 }
282
283 int main (void)
284 {
285
286     double x[N];
287     double I_sum,temp_I,temp_sum;
288     int i,j;
289     double delta_w[Neuron_Number]={0};
290     double time,ave;
291     char filename1[100],filename2[100];
292     FILE *fp1,*fp2;
293
294     Dn=4;
295     Input_Sigma=1;
296     Variability=Input_Sigma*3;

```

```

297
298     sprintf(filename1,"Input_Dn%lf.dat",Dn);
299     sprintf(filename2,"Vt_Dn%lf.dat",Dn);
300     fp1=fopen(filename1,"w");
301     fp2=fopen(filename2,"w");
302
303     // create a generator chosen by the
304     //environment variable GSL_RNG_TYPE
305     gsl_rng_env_setup();
306     T = gsl_rng_default;
307     r = gsl_rng_alloc (T);
308
309     x[0]=c;
310     x[1]=c*b;
311
312
313     //Inititalize STDP
314     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
315         {
316             Weight[i]=10;
317             delta_w[i]=0;
318             LTP_q_f[i]=0;
319             LTP_q_l[i]=0;
320         }
321
322     LTD_q_f=0;
323     LTD_q_l=0;
324
325     func_input();
326
327
328     for(time=0;time<Packet_Number*Period_T;time+=Delta_T)
329         {
330             for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
331             {
332                 delta_w[i]=0;
333             }
334
335             I_sum=0;
336             temp_sum=0;
337             ave=0;
338             for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
339             {
340
341                 temp_I=get_input_value(i,time);
342                 I_sum+=Weight[i]*temp_I;
343                 temp_sum+=temp_I;
344                 if(temp_I>0)
345                     {
346                         for(j=LTD_q_f;j!=LTD_q_l;j=(j+1)%Q_MAX)
347                         {
348                             delta_w[i]-=LTD[j].value;
349                         }
350
351                         LTP_enqueue(i);
352                     }
353             }
354             if(time<1000) fprintf(fp1,"%le %le\n",time,temp_sum);
355             double temp;
356             if((temp=diff_model(x,I_sum))>30)

```

```

357 {
358     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
359     {
360         for(j=LTP_q_f[i];j!=LTP_q_l[i];j=(j+1)%Q_MAX)
361     {
362         delta_w[i]+=LTP[i][j].value;
363     }
364     }
365     LTD_enqueue();
366 }
367
368     if(time<1000) fprintf(fp2,"%le %le\n",time,temp);
369
370     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
371 {
372     for(j=LTP_q_f[i];j!=LTP_q_l[i];j=(j+1)%Q_MAX)
373     {
374         LTP[i][j].value*=exp(-Delta_T/TAU1);
375         LTP[i][j].cou+=Delta_T;
376         if(LTP[i][j].cou>Upper_Limit_LTP)
377     {
378         LTP_dequeue(i);
379     }
380     }
381 }
382
383     for(j=LTD_q_f[i];j!=LTD_q_l[i];j=(j+1)%Q_MAX)
384 {
385     LTD[j].value*=exp(-Delta_T/TAU2);
386     LTD[j].cou+=Delta_T;
387
388     if(LTD[j].cou>Upper_Limit_LTD)
389     {
390         LTD_dequeue();
391     }
392 }
393
394     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
395 {
396     Weight[i]+=delta_w[i];
397     if(Weight[i]<0) Weight[i]=0;
398 }
399
400     for(i=0;i<Neuron_Number;i++)
401 {
402     ave+=Weight[i];
403 }
404
405     }
406     fclose(fp1);
407     fclose(fp2);
408
409     gsl_rng_free (r);
410
411     int _input_times;
412     for(_input_times=10;_input_times<=100;_input_times+=5)
413     {
414         //Input_Sigma=0.001;
415         Input_Sigma=3;
416         Firing_time=_input_times;

```

```

417     int mean_i,mean_times=Neuron_Number,output_firing_times_mean=1e-6;
418     double post_f_sigma_mean,post_f_time_mean;
419     int i_break=0;
420
421     while(Input_Sigma<=3&&Input_Sigma>=0.001&&
422     output_firing_times_mean>=0)
423 {
424     Variability=3*Input_Sigma;
425     srand(1);
426
427     post_f_sigma_mean=0;
428     post_f_time_mean=0;
429     output_firing_times_mean=0;
430
431
432     if(i_break==0) fprintf(stdout,"# %lf %lf\n",
433     Input_Sigma,(double)Firing_time/Neuron_Number);
434     i_break++;
435
436     //Initialize
437     gsl_rng_env_setup();
438     T = gsl_rng_default;
439     r = gsl_rng_alloc (T);
440
441     eval_func_input();
442
443     for(mean_i=0;mean_i<=mean_times;mean_i++)
444     {
445
446         x[0]=c;
447         x[1]=c*b;
448
449         //過渡期
450         for(time=0;time<0.5*Period_T;time+=Delta_T)
451 {
452     diff_model(x,0);
453 }
454
455         int flag=0;
456         //1 Packet の Post ニューロンの発火時刻の平均, 分散の計算
457         for(time=0.5*Period_T;time<1.5*Period_T;time+=Delta_T)
458 {
459     I_sum=0;
460     for(i=0;i<=Neuron_Number;i++)
461     {
462         I_sum+=Weight[i]*get_input_value(i,time);
463     }
464
465     if(diff_model(x,I_sum)>30&&flag==0)
466     {
467         flag=1;
468         output_firing_times_mean++;
469         post_f_sigma_mean+=time*time;
470         post_f_time_mean+=time;
471     }
472 }
473         //fprintf(stderr,"%d\n",mean_i);
474     }
475     double post_f_sigma,post_f_mean;
476

```

```

477     post_f_sigma=sqrt(
478         abs(post_f_sigma_mean/
479             ((double)output_firing_times_mean)
480             -pow(post_f_time_mean/
481                 ((double)output_firing_times_mean),2));
482
483     post_f_mean=post_f_time_mean/((double)output_firing_times_mean);
484
485     fprintf(stdout,"%lf %lf %lf %lf\n",
486         Input_Sigma,(double)Firing_time/Neuron_Number,
487             post_f_sigma-Input_Sigma,
488             (output_firing_times_mean-(double)Firing_time)
489             /Neuron_Number);
490
491         Firing_time=(int)output_firing_times_mean;
492         Input_Sigma=post_f_sigma;
493     if(i_break>20) break;
494 }
495     }
496
497     return 0;
498 }
499

```

Signal Response in Spiking Neural Systems

Sou Nobukawa

Abstract

Recently, according to the development of the brain measurement technology, it has been recognized that the information is transmitted among neurons by the spike timing instead of the firing rate of neurons. Therefore, the spiking neuron models which can describe the spike timing have been attracting a lot of attention. While, stochastic resonance (SR) and chaotic resonance (CR) are known as the phenomena in which the signal transmission is enhanced by noise and chaos, respectively. And studies of them have been proceeding in the area of neural systems, but almost all studies have focused on SR and CR in the firing rate coding neural system. There have been few studies that investigate the signal response of SR and CR in the spiking neural system. The main purpose of this study is to reveal that chaos and noise enhance the response against the weak external signal, that is, CR and SR arise in the spiking neural systems, and also to analyze their fundamental characteristics through the numerical calculation.

In chapter 2, the concepts of SR and CR are described with the examples of a bistable potential system and cubic map, respectively, and their measurement indices are also introduced. In chapter 3, we evaluate CR and SR in the inferior olive (IO) neuron and its assembly by using Velarde-Llinás IO neuron model and compare their physiological validity. It is confirmed that CR can meet with the physiological characteristics of IO, however almost all SR cannot meet with them. In chapter 4, we examine the chaotic characteristics and the signal response of CR for Izhikevich neuron model by introducing the Lyapunov exponent on the Poincare section in order to avoid bad influence caused by the state dependent jump on the resetting process. It is confirmed that there exist two distinctive states, strong and weak chaotic states and both chaotic states can sensitively respond to the weak signal. In chapter 5, SR in Izhikevich neuron system with spike-timing dependent plasticity (STDP) is evaluated in some typical firing pattern cases, such as regular spiking (RS), intrinsically bursting (IB) and chattering (CH). From these results, it is found that the synaptic weights are potentiated according to each firing pattern of RS, IB and CH and the signals can be propagated stably in this system by the effect of SR.