

2-神経振動子を持つ神経回路の特性

～低周波生物リズムの発生～

遠 藤 秀 治

福岡教育大学電気工学教室

(1985年8月28日 受理)

Characteristics of the Neural Network with Two-Neural Oscillators

Shuji ENDŌ

Department of Technology, Fukuoka University of Education

Abstract

There are many various rhythms in the life body, e. g., impulses of neuron, EEG in the brain, circadian rhythms and so on. Especially circadian rhythm has the period of about 24 hours which is very long as compared with that of the others. The circadian rhythm is observed in many life behaviors, there is few report for the mechanism of generating the rhythm.

In the latest article, I proposed the basic neural mechanism generating such a low frequency rhythm using a linear theory. In this report a non-linear neural network model including two-neural oscillators is proposed. The stability of the equilibrium solutions of the model and the condition generating the rhythm (limit cycle) are analyzed. Some computer simulations are performed to make the behavior of the model clear.

1. はじめに

生物には神経細胞の発火活動などニューロンレベルから、脳波や筋電図などの組織レベルの活動、そして生体そのもののレベルに至るまで様々なリズム現象がある。

特に、生体レベルでのリズム周期が約24時間の概日リズム(サーカディアンリズム, *Circadian Rhythm*)は、あらゆる生命活動に見られる現象で単細胞生物から高等動物の哺乳類まで数多くの研究報告がある¹⁾⁻³⁾。

しかしながらこの概日リズムの周期はニューロンレベルのリズム現象等と比較して極端に低い周波数を持つために、潮汐リズム(周期は約12.4時間)や太陰リズム(約29.5日)等とともに低周波生物リズムと称される。

従って、これら低周波リズムであるためリズムの発生メカニズムそのものに対する考察は多くない。中には、概日リズムに対して生化学的な反応の連鎖によるモデルや同期現象と言う性質の説明のために非線形振動論からの考察はある⁴⁾。しかし、実際の生体系との対応や周期そのもののオーダに問題点がある。

一方、最近のレポートによると多くの動物の神経組織が概日リズムの駆動源として重要な役割を持つことが報告されている⁵⁾⁶⁾。

例えば、*Aplysia* の複眼、昆虫の視葉、鳥類やげっ歯類の視交叉上核等が知られている。

著者は神経系の機能と回路構成による低周波生物リズムの発生モデルを提言して来た⁷⁾。加えて、前報告では発生機構そのものの原理についても詳しく述べた⁸⁾。

ここでは前回までの考察の中からモデルの欠点—神経振動子の固有周波数の変動が直接出力に影響を及ぼすこと、を改良し、2個の振動子から低周波リズムが発生できることを示す。

即ち、固有周波数がニューロンパルスレベルである神経振動子2個からの活動が加重作用を持つ神経回路に入力され、その出力を再び各振動子に帰還する回路構造により安定した低周波リズムを得ることができる。

次に、この神経回路の持つ特性に対して解析を行なう。ここで回路に与える非線形性の度合により解析が困難となるので、解析が容易となる様に3次多項式程度 of 非線形性を与え、回路の平衡状態での解の安定性、リミットサイクル及び低周波リズムの存在領域についての考察を行なった。また、計算機シミュレーションでは実際の生体系に近い非線形性としてS字形飽和型を与えた場合についても数値計算を行なった結果を示す。

これ等の結果、2個の神経振動子を持つ神経回路は安定な低周波リズムの発生モデルとして考えることができることを示した。

2. 神経回路の構造

2個の振動子を持つ低周波リズム発生回路を図1(a)に示す。また、基本となる神経振動子の構造を同図(b)に示す。明らかに興奮性と抑制性ニューロンの対より成り、両者間のシナプス結合係数： W_{ei} , W_{ie} や自己結合係数： W_{ee} を適当に選ぶことにより振動性の出力を与える振動子である。興奮性及び抑制性ニューロンの膜電位： x_k, y_k ($k=1, 2$) の変化は時定数 τ の一次系に従うものとする。

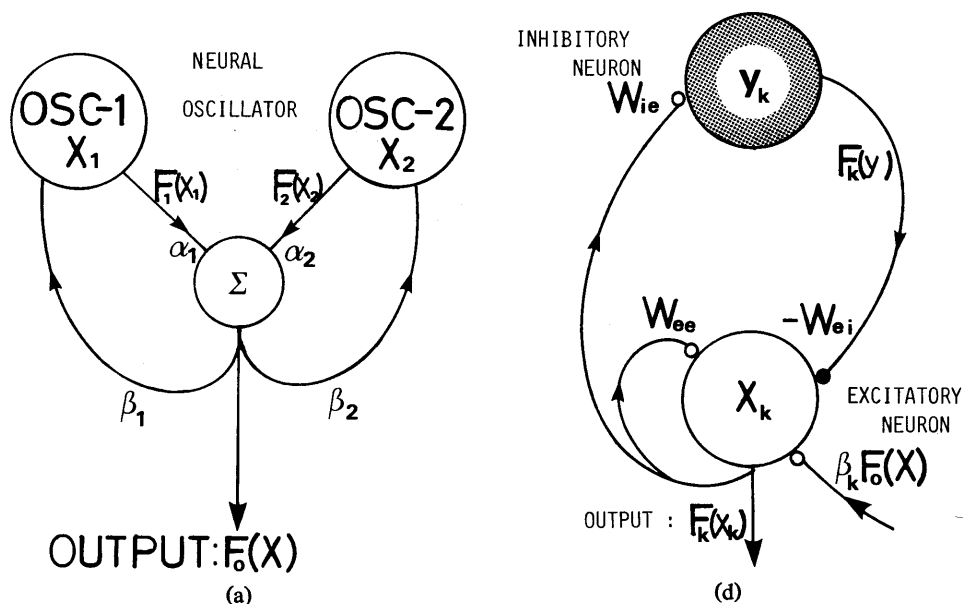


Fig. 1 A neural network with two-neural oscillators; (a) A structure of neural network, (b) A basic neural oscillator.

各振動子の興奮性ニューロンの出力: $F_k(x_k)$ は結合係数: α_k を通して神経回路 Σ に入力され加算される。その大きさを次式 X とする

$$X = \sum_{k=1}^2 \alpha_k F_k(x_k) \quad \dots(2-1)$$

この X は図2に示す様な飽和型の出力関数: $F_0(X)$ により出力され, 各振動子の興奮性ニューロンに結合係数: β_k でフィードバックされる。このことから, 神経回路 Σ の X は各振動子の持つ固有周波数よりも低減化した周波数を持つことができる。

なお, 図2に各振動子の出力関数: $F_k(x_k)$ も示してある。

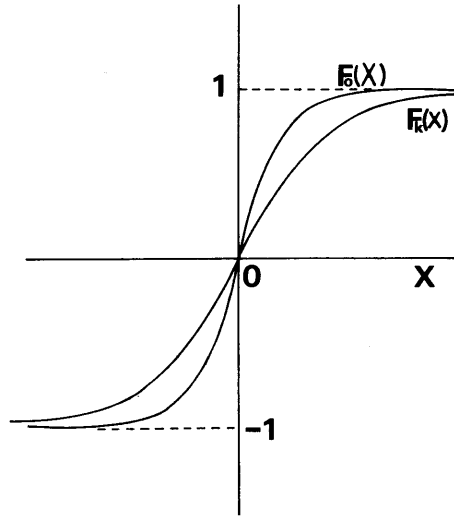


Fig. 2 Output function $F_0(X)$ and $F_k(x_k)$.

以上の原理から各振動体の動作は次式の様に表現できる。

$$\begin{cases} \dot{x}_k + x_k = w_{ee} F_k(x_k) - w_{ei} F_k(y_k) + \beta_k F_0(X) \\ \dot{y}_k + y_k = w_{ie} F_k(x_k) \quad (k=1, 2) \end{cases} \quad \dots(2-2)$$

但し, $\dot{} = d/dt$, そして時間は時定数 τ で無次元化されているとする。

3. 神経回路の特性

本回路の基本的な性質を解析するため単純化を計り, 振動子は線形であるとする。

即ち, 各振動子の出力: $F_k(x_k)$ を次式で与えられるとする。

$$F_k(x) = A \cdot x \quad (k=1, 2) \quad \dots(3-1)$$

このことから式(2-2)より, 加算 X に関する方程式を導出すると次式とできる。

$$\begin{aligned} \dot{X} - \left(P \cdot \frac{dF_0}{dX} + A w_{ee} - 2 \right) \dot{X} \\ + (1 - A w_{ee} + A^2 w_{ei} w_{ie}) X - P \cdot F_0(X) = 0 \end{aligned} \quad \dots(3-2)$$

$$\text{但し, } P = \sum_{k=1}^2 \alpha_k \beta_k$$

この式が神経回路図 1(a) の基本方程式である。以下にこの式を解析することで特性を考察する。

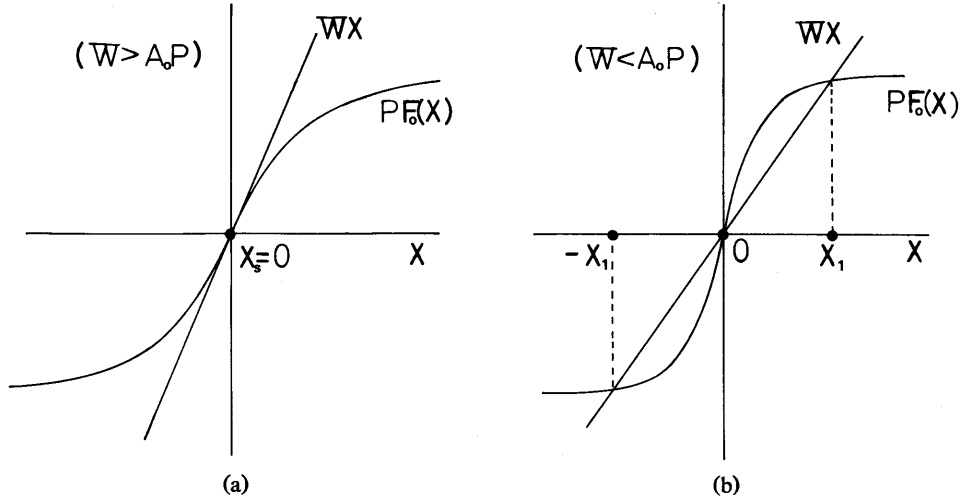


Fig. 3 Equilibrium solution; (a) one solution, (b) three solutions.

3・1: 平衡解の性質

式(3-2)の平衡解 \$X_s\$ の安定性とその存在領域について考察する。

平衡解 \$X_s\$ は \$W=1-AW_{ee}+A^2W_{ie}W_{ei}\$ とおくと、

$$W \cdot X_s = PF_0(X_s) \tag{3-3}$$

の式から与えられる。

今、\$F_0(X)\$ の原点における微分係数を \$A_0\$ とおくと平衡解 \$X_s\$ は \$W\$ と \$A_0P\$ の大きさによって1個 (\$X_s=0\$) と3個 (\$X_s=0, \pm X_1\$) の場合がある。

即ち、

- (i) \$W > A_0P\$ ならば \$X_s=0\$
 - (ii) \$W < A_0P\$ ならば \$X_s=0, \pm X_1\$
- ... (3-4)

とまとめることができる。

以上の様子を図 3(a), (b) に示してある。

次に、平衡解 \$X_s=0\$ の安定性について調べる。式(3-2)から固有方程式は次式と求めることができる。

$$\lambda^2 - (PA_0 + AW_{ee} - 2)\lambda + W - PA_0 = 0 \tag{3-5}$$

故に、固有値 \$\lambda_{1,2}\$ は次の様になる。

$$2\lambda_{1,2} = a - 2 \pm \sqrt{a^2 - 4w} \tag{3-6}$$

但し、 \$a = PA_0 + AW_{ee}\$, \$w = A^2W_{ie}W_{ei}\$

このことから、平衡解 $X_s=0$ は $a=2$ を境として安定 ($a<2$) と不安定 ($a>2$) に分かれる。
 同様に、 $X_s=X_1$ の固有方程式を求めると次式となる。

$$\lambda^2 - (PA_1 + Aw_{ee} - 2)\lambda + W - PA_1 = 0 \quad \dots(3-7)$$

但し、 $A_1 = \frac{dF_0(X)}{dX} \Big|_{X=X_1} < A_0 = \frac{dF_0(X)}{dX} \Big|_{X=0}$

これより固有値 $\lambda_{1,2}$ は次の通りである。

$$2\lambda_{1,2} = a_1 - 2 \pm \sqrt{a_1^2 - 4w} \quad \dots(3-8)$$

但し、 $a_1 = PA_1 + AW_{ee} < a$

これは前式(3-6)において $A_0 \rightarrow A_1, a \rightarrow a_1$ とおいたものである。

従って、以上の結果を $a-w$ 平面における平衡解の存在領域についてまとめ図示すると図4の様になる。

なお、直線 $w=1-a$ は平衡解の個数を決める境界である。

また、同図の領域を平衡解の安定、不安定に応じて (i)~(iv) の領域に区分するとリズム発生の可能性は (ii) か (iv) の領域であることがわかる。

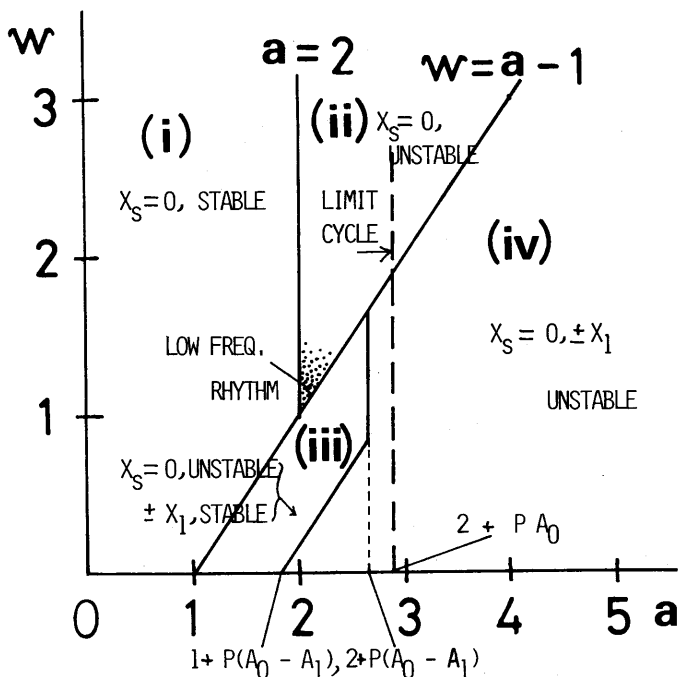


Fig. 4 The existence and stability of equilibrium solution.

3.2: リミットサイクルの存在領域

神経回路がリズムを発生するためには前式(3-2)が安定なリミットサイクルを持つ必要がある。このための条件を次に求める。

式(3-2)の \dot{X} の係数を $G(X)$ とおく。

$$G(X) = P \frac{dF_0}{dX} + AW_{ee} - 2 \quad \dots(3-9)$$

$F_0(X)$ の関数が非線形の飽和関数として与えられるので $G(X)$ のおよその形状は図 5 に表わした様になる。

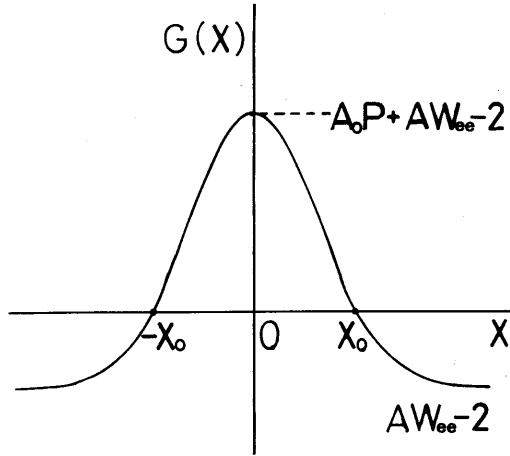


Fig. 5 The figure of $G(X)$ function.

このことから、安定なリミットサイクルを持つためには、ある $X_0 (> 0)$ に対して、

$$\begin{aligned} \text{(i)} \quad & |X| < X_0 \quad \text{ならば} \quad G(X) > 0 \\ \text{(ii)} \quad & |X| > X_0 \quad \text{ならば} \quad G(X) < 0 \end{aligned} \quad \dots(3-10)$$

となれば良い。

よって、

$$AW_{ee} - 2 < 0$$

及び、 $A_0P + AW_{ee} - 2 > 0$ となるので前述の a を使用すると

$$2 < a < A_0P + 2 \quad \dots(3-11)$$

と表現することができる。この範囲は図 4 において点線で表わしてある。

平衡解 X_1 が大きい値となる場合は、 $A_1 \doteq 0$ となるので、リミットサイクルの存在領域はほぼ (ii) の領域の一部と考えられる。

3・3：低周波リズムの存在領域

本研究のねらいが低周波リズムの発生を行なうものであるため安定なリミットサイクルの存在する領域内で低周波数となる条件について考察する。

このためには $F_0(X)$ の出力関数が解析容易となる次式の 3 次多項式で与えられるとする。

$$F_0(X) = A_0 \left(X - \frac{4}{27} A_0^2 X^3 \right) \quad \dots(3-12)$$

この $F_0(X)$ は極大値が 1 であり、原点における微分係数が A_0 となる関数である。

この式を神経回路の基本方程式(3-2)に代入し、 a 及び w を使った式に変形すると次式となる。

$$\begin{aligned} \ddot{X} - (a-2) \left(1 - \frac{4}{9} \cdot \frac{PA_0^3}{a-2} \cdot X^2 \right) \cdot \dot{X} \\ + (1+w-a) \cdot X + \frac{4}{27} PA_0^3 X^3 = 0 \end{aligned} \quad \dots(3-13)$$

ここで、改めて次の様な変数変換を行なう。

$$\frac{2}{3} A_0 \sqrt{\frac{A_0 \cdot P}{a-2}} \cdot X = Z \quad \dots(3-14)$$

すると前式は次の様になる。

$$\begin{aligned} \ddot{Z} - (a-2) (1-Z^2) \dot{Z} \\ + (1+w-a) \cdot Z + \frac{1}{3} (a-2) Z^3 = 0 \end{aligned} \quad \dots(3-15)$$

従って、この方程式は、

$$0 < a-2 \ll 1 \quad \dots(3-16)$$

の時 z^3 の項が無視することができるので、*van der Pol* の方程式と同一となる。

この場合のおよその振動角周波数: ω_0 は、

$$\omega_0^2 \simeq 1+w-a \quad \dots(3-17)$$

で近似される。

これを低周波リズムとするためには、

$$0 < 1+w-a \ll 1 \quad \dots(3-18)$$

の条件が必要となる。

故に、低周波リズムの条件となる領域は式(3-16)と(3-18)より、領域(ii)の内部であり、 $a=2$ と $w=a-1$ の直線の交点近傍と考えられる。図4にこの領域を図示してある。

なお、低周波リズムの角周波数: ω_0 は a と w によって可変できる。特に、 a の成分である P によって周波数が制御できるということは、各振動子内のパラメータ (W_{ee} , W_{ie} , W_{ei} 等) 変化に対して回路内のパラメータ (α_k , β_k) によって補償することができることを意味している。よって、より安定した低周波リズムの発生回路であることがわかる。

以上、 $F_0(X)$ が3次多項式である場合の解析で考察を行なったが、図2に示した様なS字形飽和関数の場合にも同様の議論となる。このことを次に計算機シミュレーションにより考察する。

4. シミュレーション

神経回路が低周波リズムを発生する領域を図4に示した通り求めたが、ここではこの領域を含めた (i)~(iv) までの代表的な点における振舞いについて計算機シミュレーションにより $X-\dot{X}$ 平面のトラジェクトリーにて結果を表わしたので記述する。

なお、非線形性として与える出力関数 $F_0(X)$ は前述の3次多項式と実際の生体系の現象に近いS字型飽和関数も考慮した。 $F_0(X)$ を次式の様に表示す。

$$F_{01}(X) = A_0 \left(X - \frac{4}{27} A_0^2 X^3 \right) \quad \dots(4-1)$$

$$F_{02}(X) = \frac{2}{1 + e^{-2A_0 X}} - 1 \quad \dots(4-2)$$

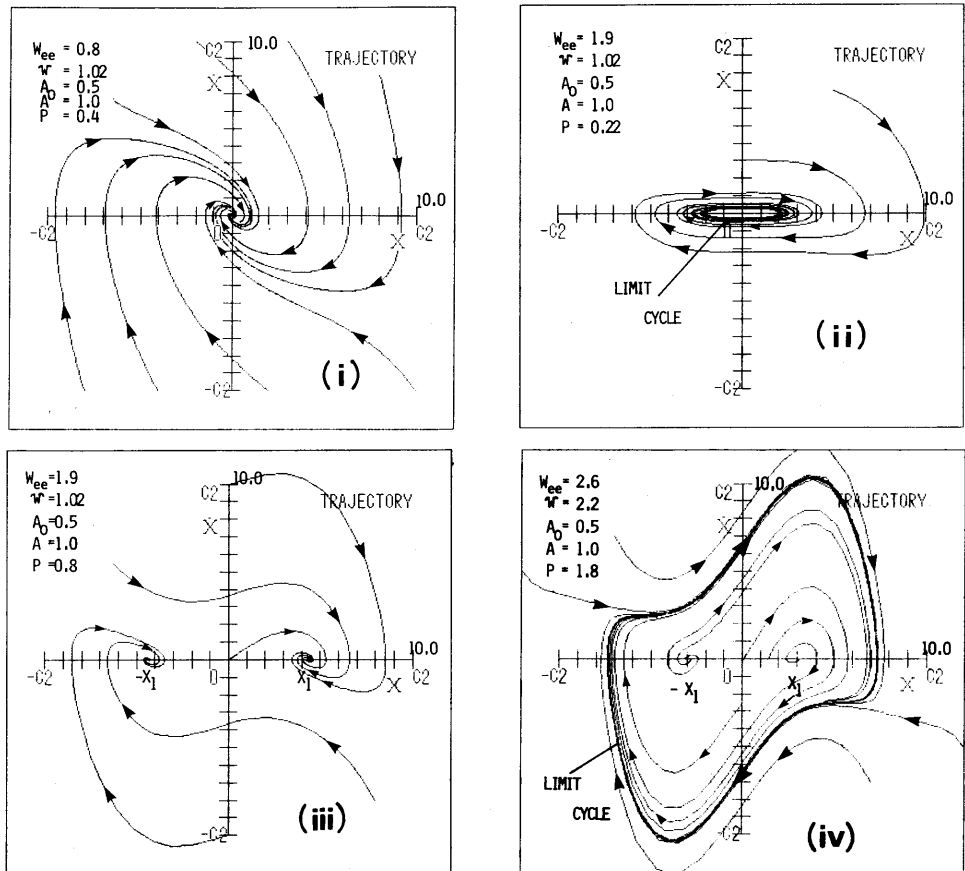


Fig. 6 Trajectory of (X, \dot{X}) plane in case of using output function $F_{01}(X)$.

4・1: 結果-I

図4の領域における(i)~(iv)の代表的な点のトラジェクトリーを $F_{01}(X)$ の場合を図6に、 $F_{02}(X)$ の場合を図7に示す。

まず、図6(i)は平衡解 X_1 が原点のみでかつ安定な点であるため全ての解は原点に向かって収束する様子が見える。

(ii)はパラメータ設定を3・2、3・3節で議論した条件に合う様にした。原点が不安定な平衡解であるので時間経過と共に1つのリミットサイクルに収束する。このトラジェクトリーの形状は同じ(ii)の領域で低周波リズム発生領域以外の場合には円に近くなる。即ち、低周波リズム以外のトラジェクトリーは \dot{X} の値も大きな軌跡となるため円の形状を示すことになる。

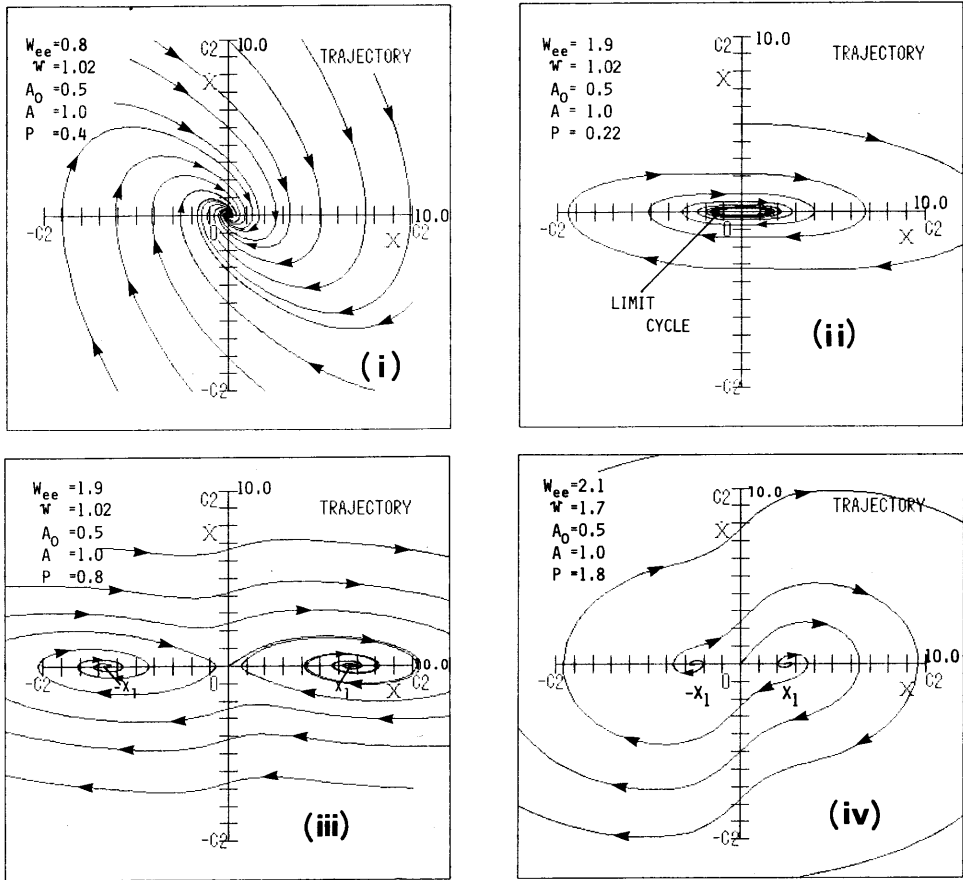


Fig. 7 Trajectory of (X, \dot{X}) plane in case of using output function $F_{02}(X)$.

(iii) の場合は平衡解 X_i が3個となり、原点の平衡解は不安定、残りの2個が安定な平衡解となるので図の様なトラジェクトリーとなる。同図のパラメータ設定の場合 $\pm X_1$ の平衡解は式(3-3)から $F_0(X)$ が式(4-1)であるので $\pm X_1 = \pm 4.35$ となる。従って、全ての解はこの2つの平衡解に収束する。

(iv) の場合は3個の平衡解が全て不安定となるため図の様なりミットサイクルを持つことになる。これは出力関数が3次多項式であるためりミットサイクル発生条件である式(3-10)を常に満足するからである。明らかに原点、及び $\pm X_1$ の平衡解を内部に含んだりミットサイクルとなっている。なお、このパラメータ設定での X_1 は約3.0となる。

次に、出力関数がS字型を持つ場合の結果について考察する。図7(i)では明らかに原点が安定な平衡解であるため全ての解が原点に収束していることがわかる。

(ii) の場合は明らかに安定な低周波リズムとなるリミットサイクルの結果を示している。この場合も $F_{01}(X)$ と同様に低周波リズムとなるトラジェクトリーであることがわかる。

(iii) は3個の平衡解のうち原点は不安定、残りの2個が安定であるため図のパラメータ値の場合収束点 $\pm X_1$ に向って振動しながら収束している様子がわかる。またこの場合の安定な平衡解 $\pm X_1$ は $F_{02}(X)$ がほとんど飽和していると考えると式(3-3)より $X_1 \doteq 6.67$ となる。

(iv) は3個の平衡解全てが不安定となるため、この場合には図の様に発散のトラジェクト

りとなる。前述の $F_{01}(X)$ の場合とは極めて異なるトラジェクトリーである。これはS字型飽和関数であるため $F_{02}(X)$ がほとんど飽和しているために式(3-8)の $a_1=3.7>2$ となり固有値の実部が正となるからである。なお、この場合の $X_1 \doteq 3.0$ である。

さて、神経回路の特性を考察するため出力リズム X の周波数及び振幅について求めた結果について述べる。

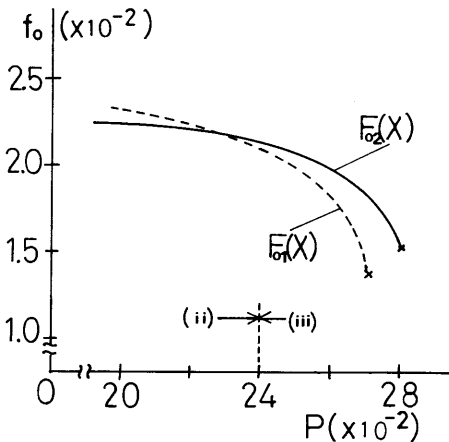


Fig. 8 Characteristics of output frequency f_0 in change of synaptic weight P .

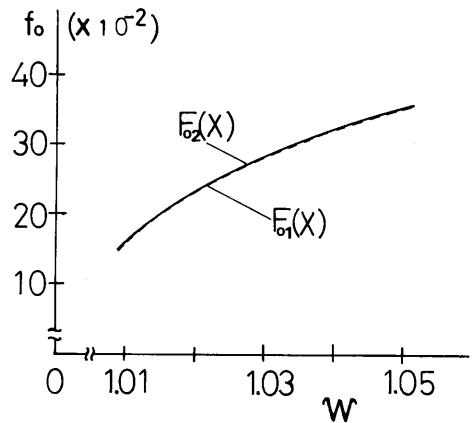


Fig. 9 Characteristics of output frequency f_0 in change of synaptic weight W .

4.2: 結果-II

図8には出力周波数: f_0 と回路のパラメータである結合係数: P との関係について示されている。この P は回路を神経系で考えているためシナプス係数と見なすことができる。

なお、 f_0 値は $1/\tau$ で無次元化されている。明らかに、 $F_{01}(X)$ 及び $F_{02}(X)$ とともに P の増加に対して周波数の減少が見られる。このことは回路のパラメータ P (α_k と β_k) によって出力周波数が制御できることになり学習機能を持たせるので同調現象などの説明に今後利用できる。また、同図のパラメータ値に対しては、 $F_{01}(X)$ の場合、 $P \doteq 0.27$ 、一方、 $F_{02}(X)$ の場合には $P \doteq 0.28$ 付近でリミットサイクルの限界があることがわかる。ここで興味あることは図中にも点線で示したが、この設定パラメータにおいて、 $P=0.24$ は図4に示された(ii)と(iii)の境界値である。従って、リミットサイクル(安定な低周波リズムを発生する場合のリミットサイクル)の存在が不安定点が1個である(ii)の領域と3個ある(iii)の領域でも確認されたことになる。

図9には振動子内のシナプス係数: W_{e1} , W_{e2} から与えられる w の変化に対する周波数の特性が示されている。 w の増加に対して $F_{01}(X)$, $F_{02}(X)$ とともにほとんど同じ様に増加することがわかる。これは w の増加が図4の(ii)の領域で上への変化を意味し低周波リズムの発生領域から遠去かるためである。

次に、図10と図11は出力リズムの振幅が傾き: A_0 と振動子の自己結合係数: W_{e1} の変化に対してどの様に変化するかを表したものである。いずれの場合とも $F_{01}(X)$ の方が $F_{02}(X)$ より振幅は大きいことがわかる。

図10の A_0 に対する特性は A_0 の増加に対して出力関数の飽和が早まり X の活動範囲が狭くなるため出力振幅が低下するからである。

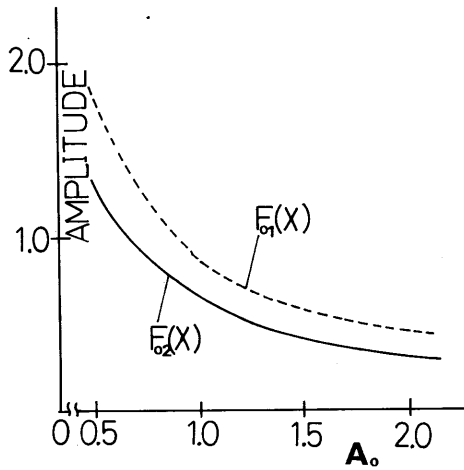


Fig. 10 Relation between output amplitude and coefficient A_0 .

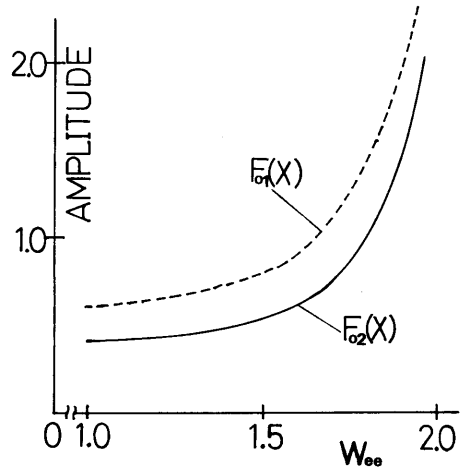


Fig. 11 Relation between output amplitude and synaptic weight W_{oo} .

一方、図11に示した様に W_{oo} の増加に対しては各振動子の活動度が大きくなりそれらの加算である出力 X は増加するため大きくなるのがわかる。

以上の様に出力リズムの周波数と振幅は回路内のパラメータにより容易に制御できることがわかる。

5. おわりに

2個の神経振動子に相互作用、本報告では正のフィードバックを持たせた、を与えることにより各振動子の固有周波数より低い周波数のリズムが得られる神経回路を示した。そして、この出力リズムの周波数と振幅が容易に変化できることもわかった。

また、神経回路の特性を見るため振動子が線形で出力関数が非線形である場合の近似解析から低周波リズムが安定に発生する条件を求めた。明らかに、この条件下において低周波リズムが発生すること、及び他の振舞いについても計算機シミュレーションより確認した。

今後の課題としては非線形性を全てに与えた場合の検討、あるいは振動子間に与える相互作用の形態による回路特性の検討などがある。さらには、実際の生体神経系には確率的な要素があるのでこの性質を盛り込んだ神経回路の低周波リズム発現機構について研究を進め生物リズムの解明に寄与したい。

謝 辞

本研究に当たり常に多大なご助力とご支援をいただいております徳島大学工学部牛田富之教授、並びに木内陽介助教授に感謝致します。

また、報告整理のための機会を与えて下さいました福岡教育大学技術科の先生がたに感謝します。

参 考 文 献

- 1) 千葉喜彦；“生物時計”，岩波書店（1975）
- 2) 鳥居鎮夫（編）；“睡眠の科学”，朝倉書店（1984）
- 3) A. レンベール & J. ガーター/松岡（共訳）；“生命のリズム”，白水社（1960）
- 4) J. ブラディ/千葉（訳）；“生物時計”，朝倉書店（1980）
- 5) 川上，高坂（編）；“生体リズムの発現機構”，理工学社（1984）
- 6) 猪瀬，沖中（編）；“サーカディアンリズム”，神経研究の進歩，vol. 29, No. 1 (1985)
- 7) 遠藤，木内，牛田；“概日リズムを発生する神経回路モデルの構造と特性”，信学論 A, J67-A, 4, pp. 285-292 (昭59-04)
- 8) 遠藤秀治；“神経回路による生物リズムの発生機構”，福教大紀要，vol. 34, 第3分冊，pp. 77-96 (1984)
- 9) 甘利俊一；“神経回路網の数理”，産業図書（昭53）
- 10) Aschoff, T.; “Biological Rhythms”，Plenum Press (1981)