

2-神経振動子を持つ神経回路の特性 (II)

～負帰還構造を持つモデル～

遠藤 秀治

福岡教育大学技術科電気工学教室

(1986年8月30日 受理)

Characteristics of the Neural Network Model with Two-Neural Oscillators (Part-II) —in the case of negative feedback circuit:

Shuji ENDO

Department of Technology, Fukuoka University of Education

Abstract

The life body has various rhythms, e.g., impulse of neuron, EEG in the brain, circadian rhythm, etc., Recently it has been studying that the nervous system is very important for the pacemaker of biological rhythms.

From the view point of the neural operations and its construction, the neural network model of generating a low frequency rhythm was showed.

In this report the another model is proposed, this model has a negative feedback circuit as compared with the latest article. The characteristics of the equilibrium solution of the model is analyzed and the condition of generating a low frequency rhythm is searched. Some computer simulations are performed to investigate some properties of the model.

1. はじめに

生物の持つリズム現象は細胞レベルから生体組織レベルまで様々な大きさの周期を持っている。特に、潮汐リズム、概日リズム等については低周波生物リズムと称され、多くの動物の活動に見られる^{1)~3)}。しかし、これら生物リズムの発現機構そのものの詳細はわかっていないが、最近のレポートによると視葉や視交叉上核等の神経組織がリズム発生に重要な役割を演じていることがわかって来ている^{4)~5)}。

このことから、著者は神経系の持つ働きと回路構成に立脚した低周波リズムの発生が可能なモデルを提言して来ている⁶⁾⁷⁾。前報告では、2個の神経振動子を持つ神経回路から加重作用と正の帰還を持つ構成から安定な低周波リズムが発生できることを示し、またその特性について近似解析と計算機シミュレーションから考察した⁸⁾。

今回は同じく2個の神経振動子を持つが再度2つの振動子へ帰還する経路が負の場合である神経回路について述べる。

つまり、2個の神経振動子からの活動を加算し、この大きさを適当な値で再び2個の振動子に負帰還する時、回路全体の固有周波数は低減化される。この原理を利用し、2個の振動子の持つ発振周波数から低減した周波数を作り出すことができる。

次に、負帰還を持つ構造の回路の特性について基本的性質の考察のため近似解析を行う。このことを通して、本モデルの低周波リズム発生条件等を見つける。また、生体系により近い性質を持たせることから非線形性の関数を用いているので、詳しい特性の考察のため計算機シミュレーションを行ったので報告する。

負帰還を持つ回路の特性には2個の神経振動子の活動状態(位相状態)によって位相が180°逆転した同期現象が存在することがわかった。もちろん、正の帰還構造の前のモデルと同様、同相で同期状態になる特性を持っていることもわかった。また、本神経回路の持つパラメータ変化に対する周波数の低減化及び出力リズムの振幅変化についてもその結果を報告する。

2. 神経回路の構造と動作

2個の神経振動子を持つ神経回路を図1に示す。同図(a)は神経回路全体の構成、(b)は基本素子としての神経振動子を表している。

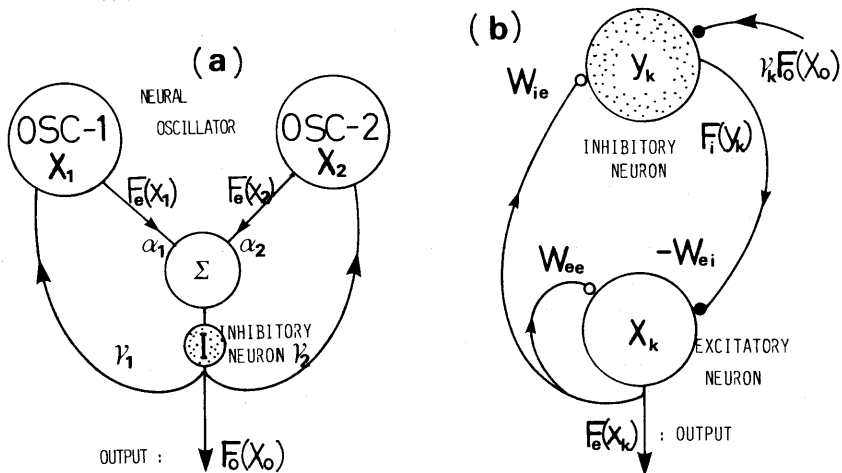


Fig. 1 A neural network model with two oscillators: (a) A structure of the model, (b) A basic neural oscillator.

神経振動子は前回と同様に興奮性と抑制性ニューロンの対から成る単純な振動子である⁹⁾。 x_k, y_k を各ニューロンの膜電位とし、 W_{ee}, W_{ei}, W_{ie} を図中に示す通りニューロン間のシナプス荷重とする。この時、振動子のおよその発振角周波数 ω_{osc} は次式により与えられることがわかっている¹⁰⁾。

$$\omega_{osc} \approx (A_e A_i W_{ei} W_{ie} - A_e^2 W_{ee}^2 / 4)^{1/2} \tag{2-1}$$

但し、 A_e, A_i は振動子内のニューロンのもつ出力関数の $x_k=0, y_k=0$ における微分係数とする。

2つの神経振動子の出力はニューロン Σ に導かれ重み荷重 α_k によって加算される。この値を X_0 とおく。

$$X_0 = \sum_{k=1}^2 \alpha_k F_e(x_k) \tag{2-2}$$

但し、 $F_e(x_k)$ は振動子内興奮性ニューロンの出力関数とする。

これは Σ の膜電位に相当するものと考えられる。この X_0 は Σ の出力関数 $F_0(X_0)$ で変換された後、各振動子内の抑制性ニューロンに帰還率 $\gamma_k (< 0)$ でフィードバックされる。この時、各振動子の固有周波数は元の値から変化するが、荷重 α_k , γ_k を適切に選択すれば各振動子の周波数 ω_{osc} よりも低減化された周波数が発生し、 Σ の出力にもこの周波数のリズムが得られる。これを本モデルの出力リズムとする。

以上の動作を状態方程式にまとめると次式となる。

$$\begin{aligned} \dot{x}_k + x_k &= W_{ee} F_e(x_k) - W_{ei} F_i(y_k) \quad (k=1, 2) \\ \dot{y}_k + y_k &= W_{ie} F_e(x_k) - \gamma_k F_0(X_0) \end{aligned} \quad (2-2)$$

但し、 $F_i(y_k)$ は振動子内の抑制性ニューロンの出力関数とする。また、 $\cdot = d/dt$ であり、時間は振動子内の各ニューロンの膜電位の時定数で無次元化されているとする。

なお、出力関数 $F_e(x_k)$, $F_i(y_k)$, $F_0(X_0)$ は次式で表わされる飽和特性の S 字型関数である。

$$F(x) = \frac{2}{1 + e^{-2Ax}} - 1 \quad (2-3)$$

但し、 A は $X=0$ での微分係数である。

3. 特性解析

神経回路の振舞い、つまりニューロン Σ の挙動を表現する基礎方程式を導出し、本モデルの特性について解析する。

まず、解析を容易にするため $F_i(y_k)$ を線形関数とする。

$$F_i(y_k) = A_i \cdot y_k \quad (k=1, 2) \quad (3-1)$$

従って、前式(2-2)は次の式になる。

$$\begin{aligned} \dot{x}_k + x_k &= W_{ee} F_e(x_k) - A_i W_{ei} y_k \quad (k=1, 2) \\ \dot{y}_k + y_k &= W_{ie} F_e(x_k) - \gamma_k F_0(X_0) \end{aligned} \quad (3-2)$$

ここで第一式から y_k を求め第二式に代入し、 x_k に関する式を求めると次式になる。

$$\ddot{x}_k - (W_{ee} \frac{dF_e}{dx_k} - 2) \dot{x}_k + x_k + (A_i W_{ei} W_{ie} - W_{ee}) F_e(x_k) - A_i W_{ei} \gamma_k F_0(X_0) = 0 \quad (3-3)$$

さて、モデル全体の活動量を表現するマクロ的な量 X を考え次式とする。

$$X = \sum_{k=1}^2 \alpha_k \cdot A_e x_k \quad (3-4)$$

これは $F_e(x_k)$ も線形関数 $A_e x_k$ としたときの X_0 に対応するものである。

さらに、議論の簡単化のため次の仮定条件を設ける。

$$\alpha_k = \alpha \quad (k=1, 2) \quad (3-5)$$

この条件はモデルの基本的性質の考察には本質を損なうものでないと考えられる。また、各振動子の活動 x_k は X に同期し等しい状態であるとする。

$$x_k = X / 2\alpha A_e \quad (k=1, 2) \quad (3-6)$$

この条件は後述の計算機シミュレーションの結果から明らかなように定常時において2個の振動子は互いに同期した状態で安定しているためである。

このことから、 X_0 と X は次式の関係で与えられる。

$$X_0 = 2\alpha F_e(X/2\alpha A_e) \quad (3-7)$$

次に、 X に関する状態方程式を求めると式(3-3)より次のようになる。

$$\ddot{X} - \left(W_{ee} \frac{dF_e}{dx_k} - 2 \right) \dot{X} + X + 2\alpha A_e (A_i W_{ei} W_{ie} - W_{ee}) \cdot F_e \left(\frac{X}{2\alpha A_e} \right) - A_i W_{ei} q \cdot F_0 \left(\frac{X}{2\alpha A_e} \right) = 0 \quad (3-8)$$

但し、 $q = \alpha A_e \sum_{k=1}^2 \gamma_k$ とする。これは Σ を通して各振動子へ帰されるフィードバックの総量を表している。

上式(3-8)が本神経回路の特性を表現する基礎方程式である。

次にこの基礎方程式から得られる平衡解の性質から低周波リズムの発生条件を求める。

3.1 平衡解の性質

X に関する基本式(3-8)から平衡解 X_s は次のように求める。

$$X_s = 2\alpha A_e (W_{ee} - A_i W_{ei} W_{ie}) F_e \left(\frac{X_s}{2\alpha A_e} \right) + A_i W_{ei} q \cdot F_0 \left(\frac{X_s}{2\alpha A_e} \right) \quad (3-9)$$

今、右辺 $= \varphi(X_s)$ とおくと平衡解は次のように $X_s = 0$ の時の $\varphi(X_s)$ の微分係数が1より小あるいは大によって1個 ($X_s = 0$) 及び3個 ($X_s = 0, \pm X_1$) に分かれる。

$$\begin{aligned} \left. \frac{d\varphi}{dX_s} \right|_{X_s=0} < 1 \quad \text{のとき} & \quad X_s = 0 \quad (1 \text{ 個}) \\ \left. \frac{d\varphi}{dX_s} \right|_{X_s=0} > 1 \quad \text{のとき} & \quad X_s = 0, \pm X_1 \quad (3 \text{ 個}) \end{aligned} \quad (3-10)$$

但し、 X_1 は原点以外の平衡解とする。

ここで、

$$\left. \frac{d\varphi}{dX_s} \right|_{X_s=0} = A_e W_{ee} - A_e A_i W_{ei} W_{ie} + A_i W_{ei} q \cdot A_0 \quad (3-11)$$

但し、 A_0 は $F_0(X_0)$ の $X_s = 0$ での微分係数とする。

また、議論の簡単化のために次の量を導入する。

$$c = A_e W_{ee}, \quad d = A_i W_{ei} (A_e W_{ie} - q A_0) \quad (3-12)$$

この c, d を用いると平衡解の個数を分ける式(3-10)は次式で表現できる。

$$c - d = 1 \quad (3-13)$$

次に、 X が振動解となるための条件を求める。このためには平衡解 X_s が不安定となる必要がある。この条件は式(3-8)の平衡解近傍の固有方程式の解から求められる。

(i) $X_s = 0$ が不安定となる条件。

$$c > 2 \quad \text{又は} \quad d < c - 1 \quad (3-14)$$

(ii) $X_s = X_1$ が不安定となる条件

$$c_1 > 2 \quad \text{又は} \quad d_1 < c_1 - 1 \quad (3-15)$$

ここで c_1, d_1 は次式で与えられる。

$$\begin{aligned} c_1 &= A_{ei} W_{ee} \quad (< c) \\ d_1 &= A_i W_{ei} (A_{ei} W_{ie} - \frac{A_{ei}}{A_e} q \cdot A_{01}) \end{aligned} \quad (3-16)$$

但し, A_{ei}, A_{01} は $X_s = X_1$ における $F_e(x), F_0(X_0)$ の微分係数である。

ここで, $A_{ei} < A_e, A_{01} < A_0$ を考慮し条件式(3-14)及び(3-15)を $c-d$ 平面にまとめると図2のようになる。

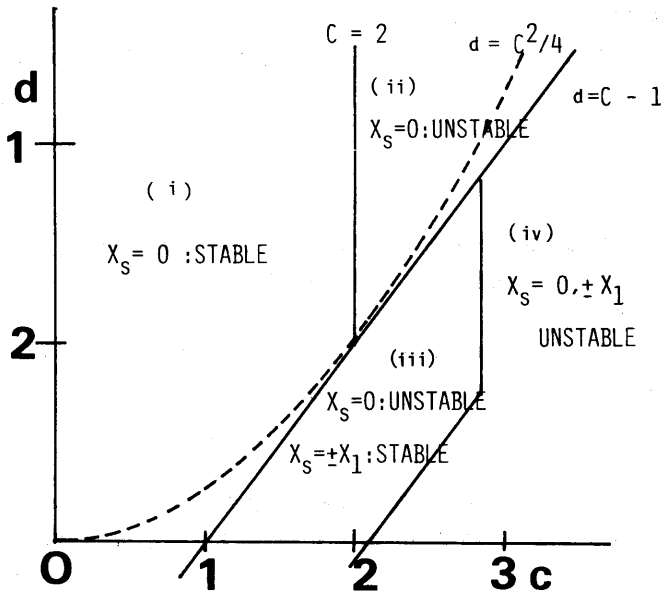


Fig. 2 The existence and stability of equilibrium solution; equation (3-8).

これから明らかなように平衡解の個数及び安定性から平面は(i)~(iv)の4つの領域に分かれる。故に, X の振動解として(ii), (iii)及び(iv)である可能性がある。

次に, X が安定なリズムを持つためには $X-X$ 位相平面において解の軌道がリミットサイクルを持つ必要がある。この条件のためには基礎方程式(3-18)の \dot{X} の係数 $G(X)$ とおくとき, ある正の数 X^* に対して,

$$\begin{aligned} |X| > X^* \quad \text{ならば} \quad G(X) < 0 \\ |X| < X^* \quad \text{ならば} \quad G(X) > 0 \end{aligned} \quad (3-17)$$

を満たせばよい。これより条件式は次のようになる。

$$c > 2 \quad (3-18)$$

これは明らかに平衡解 $X_s = 0$ が不安定となる条件の一つであることがわかる。さらに, こ

の条件は各振動子が振動している状態では常に成立することがわかっている。

3.2 低周波リズムの発生条件

前述の振動解が低周波リズムとなる条件を以下に求める。 X に関する基本式(3-8)より平衡解 $X_s=0$ における固有値から X の持つおよその角周波数 ω_x を求めると次式となる。

$0 < c - 2 \ll 1$ のとき

$$\omega_x \approx \left(d - \frac{c^2}{4} \right)^{1/2} = \left[A_i W_{ei} (A_e W_{ie} - q \cdot A_0) - \frac{A_e^2 W_{ee}^2}{4} \right]^{1/2} \quad (3-19)$$

この ω_x と振動子の発振角周波数 ω_{osc} を表す式(2-1)と比較すると $q \cdot A_0$ の項の分だけ低減化されていることがわかる。このことは、本モデルにおいてフィードバック量を調整することで低周波リズムの発生が可能であることがわかる。

従って、本回路構成によるモデルから低周波リズムを得るためには曲線 $d=c^2/4$ の近傍にパラメータを選定すれば良いことがわかる。図2の領域で示せば、(ii)の領域でしかも $c=2$, $d=c^2/4$ の交点付近である。

4. シミュレーション

本神経回路は非線形性を含むため詳しい特性考察のためには計算機シミュレーションが必要となる。ここでは前述した低周波リズム発生条件に基づくパラメータ選定を行い種々の特性についてその結果を述べる。

なお、低周波リズムは X_0 の活動で見ている。そして低周波リズムの発生は $X_0 - \dot{X}_0$ 位相面でのリミットサイクルの存在の有無によって確認している。

4.1 特性-I

近似解析による低周波リズム発生条件の領域(図2の(ii)の領域)にパラメータの選定を行いシミュレーションを行った結果の一例を図3に示す。同図(a)は $X_0 - \dot{X}_0$ 位相面でのリミットサイクルを表したものであり、(b)はこの同一パラメータ時の2つの振動子と X_0 の波形を表したものである。明らかに2個の振動子は X_0 の活動に同期した安定状態になってい

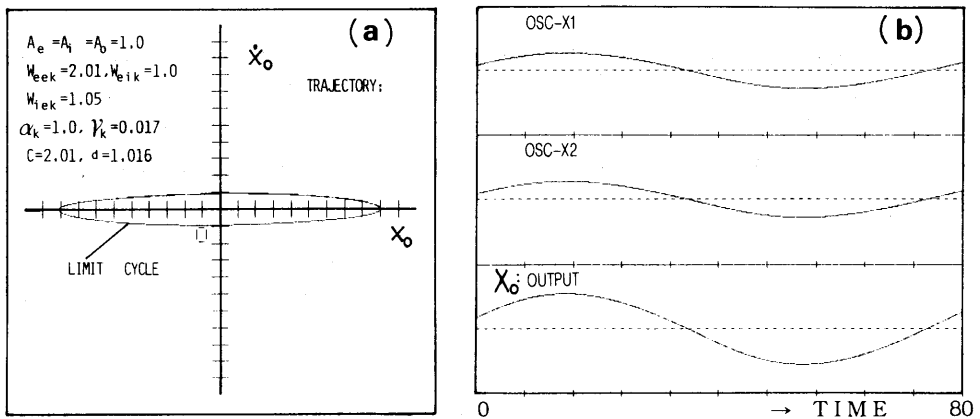


Fig. 3 A example of low frequency rhythm: (a) a limit cycle in the phase plane of $X_0 - \dot{X}_0$, (b) two oscillators and X_0 's waves.

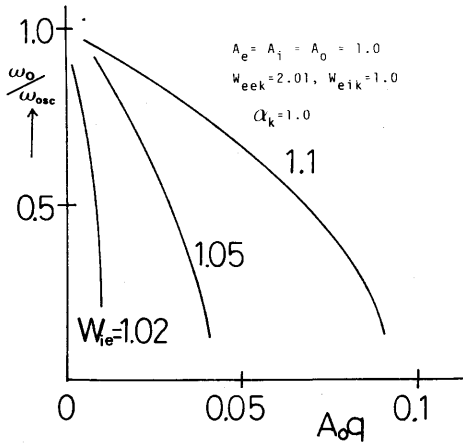


Fig. 4 The reduced ratio of X_0 's frequency in change of A_0q .

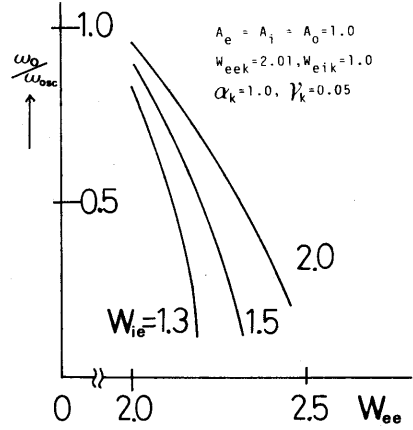


Fig. 5 The reduced ratio of X_0 's frequency in change of synaptic weight W_{ee} .

ることがわかる。故に、前節での仮定条件式(3-6)は妥当なことであることがわかる。

図4及び図5は振動子のもつ発振角周波数 ω_{osc} に対して本回路モデルがどの程度の低減化されたリズムの発生が可能となるかを示したものである。

図4はパラメータ W_{ie} の下でフィードバック量 A_0q に対する低減化を表現したものでありおよそ ω_{osc} の1割程度までの低減化が可能であることを示している。ここで同図曲線の範囲は低周波リズムの発生条件となる領域図2の(ii)内であることを示している。従って、この曲線以外は領域(ii)を越えることを意味し低周波リズムの発生条件外となることを意味する。

図5は各振動子のもつ興奮性ニューロンの自己結合のシナプス荷重 W_{ee} による低減率を

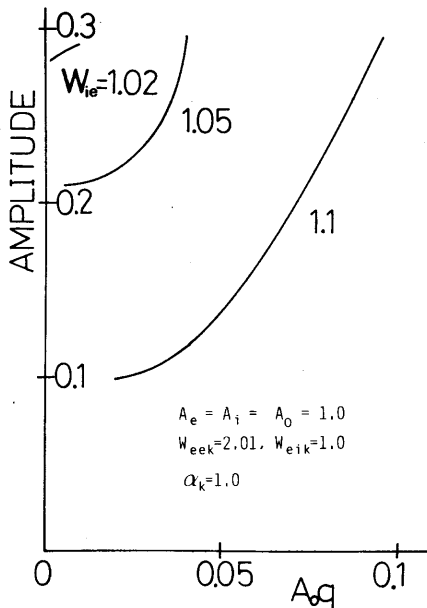


Fig. 6 Relation between X_0 's amplitude and A_0q .

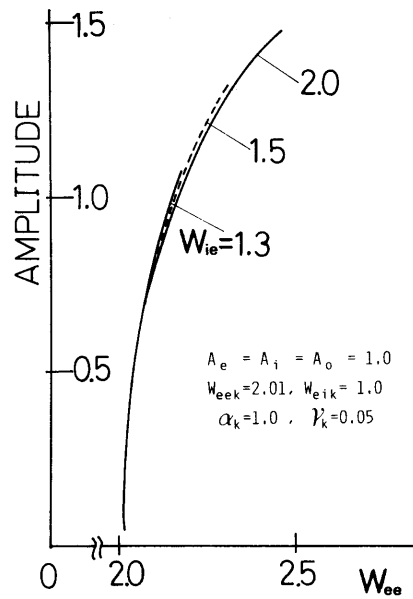


Fig. 7 Relation between X_0 's amplitude and synaptic weight W_{ee} .

表したものである。ここでも W_{ee} の増加に対して ω_{osc} の約 1 割程度まで低下できることを示している。

以上の結果から本神経回路は低周波リズムの発生が可能ながわかる。また、フィードバック量の変化や振動子内のシナプス荷重によってリズムの周波数はスムーズに低減化できることがわかる。故に、仮し振動子内のシナプス荷重の変動に対して低周波リズムの周波数が変化してもフィードバック量を適当に変えることでこの変化を補償することができるので安定なモデルと言える。

図 6 と図 7 は A_0g と W_{ee} に対する振幅変化の結果を示したものである。双方ともに振幅変化が大きいことがわかる。これは前回の報告で示したモデルと構造的に異なることに原因があると考えられる。

即ち、今回はニューロン Σ からの帰還が振動子内の抑制性ニューロンに行なわれるためフィードバック量が大きくなると抑制ニューロンの活動を抑制し間接的に振動子の活動が大きくなるためと考えられる。また、 W_{ee} の増大は直接振動子の増大に寄与するため振幅は大きくなる。

4.2 特性-II

今回の神経回路の特性にはユニークな現象が在ることが明らかになった。シミュレーションの一例を図 8 に表すが、明らかなように 2 個の振動子が完全に位相差 180° ($\varphi_{12}=180^\circ$) の逆相に陥って安定していることがわかる。

即ち、2 個の振動子は互いに逆相の関係を保って定常状態になっている。従って、当然 X_0 は活動ゼロという結果である。

さて、この 2 個の振動子が逆相の関係になるのは 2 個の振動子の初期位相の状態によって発生する。この関係を求めた結果は図 9 に示した。2 個の振動子の初期位相 x_{10} 及び x_{20} の関係によって同位 ($\varphi_{12}=0^\circ$) で同期状態となるか逆相 ($\varphi_{12}=180^\circ$) に陥るかの領域が示されている。この逆相での同期現象は非線形性による結果であると考えられるが、実際の生物に

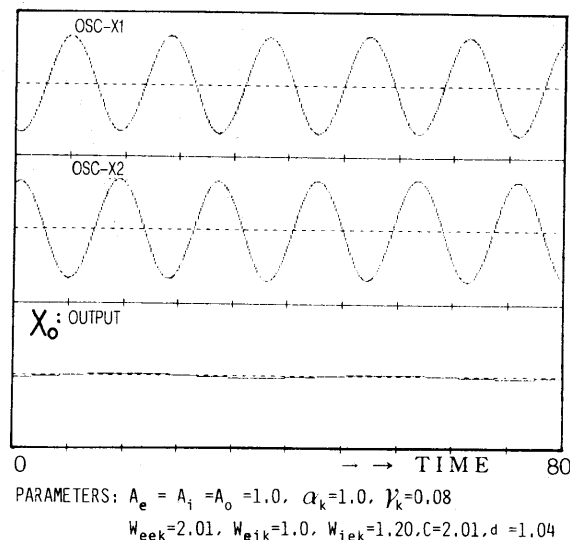


Fig. 8 A example of the entrainment in phase difference 180° .

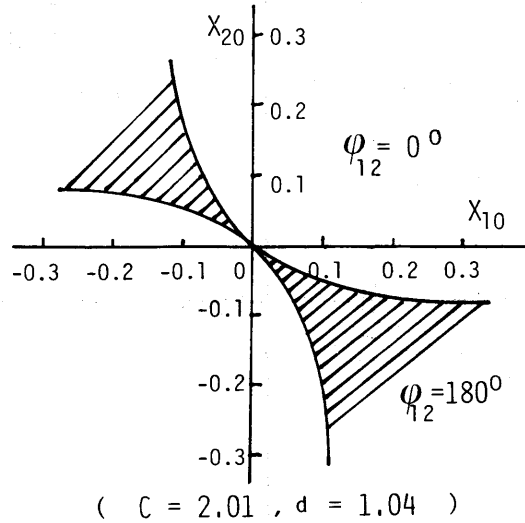


Fig. 9 Region of the entrainment in phase difference 0° and 180° .

においても外界の環境リズムが恒常化した時や強い照明下にさらされた動物で本来の生物リズム(例えば概日リズム等)の消滅する現象があることに対応できると考えられる。

4.3 特性-III

実際の神経系において振動子が常に同一の発振周波数を保っていることは余り一般的でないと思われる。従って、ここでは2個の振動子の持つ発振周波数が異なる場合のシミュレーションの結果について述べてみる。

図10に一例を示してある。この条件としては振動子の周波数が式(2-1)で明らかのようにシナプス荷重によって変化できるのでこの例では W_{ie} を $\pm \Delta W_{ie}$ 変化させ $\omega_{osc_1} = 0.2$ と $\omega_{osc_2} = 0.583$ の場合、およそ2倍の周波数の関係を持つ場合の結果である。同図(a)に $X_0 - X_0$ 位相のトラジェクトリーを(b)にこの時の各振動子と X_0 の活動波形を示す。

図10から明らかに X_0 には低周波リズムの活動が含まれていることがわかる。因に、 X_0 の周波数 ω_0 は約0.17となり2個の振動子の持つ周波数のどちらからも低減化された周波数であることがわかる。故に、振動子の発振周波数が変化しても各振動子の持つどの周波数よりも低減化されたリズムの発生が可能なことを表しており、より安定な神経回路モデルであると考えられる。

5. おわりに

2個の神経振動子に相互作用、今回は負の帰還構造、を持たせることによって振動子の持つ発振周波数よりも低い周波数のリズムが発生できる神経回路を提案した。また、その低周波リズムの周波数と振幅はフィードバック量や各振動子内のパラメータで容易に制御できることを示した。

次に、本報告のモデルには2個の振動子の初期位相の関係によって逆相の状態で同期する性質があることを示した。さらには、2個の振動子の発振周波数が変動しても低周波リズムが安定に発生できることを示した。

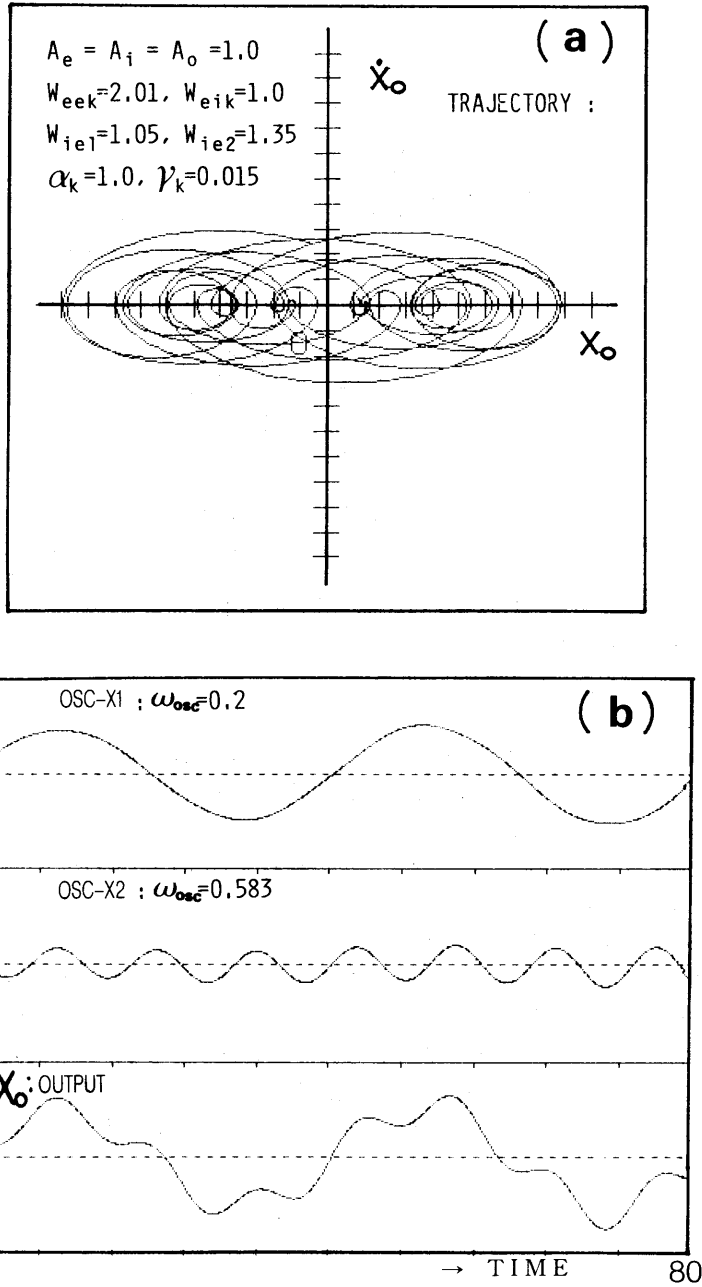


Fig. 10 A rhythm having the difference frequency state of two oscillators, (a) a trajectory of X_0 - \dot{X}_0 plane, (b) waves of two oscillators and X_0 .

今後の問題としては振動子の数が多くなって確率的な要素を盛り込んだモデルやシナプス荷重に可塑性（学習作用）を考慮し実際の生体の持つ性質を説明する問題がある。このことを通して生物リズムの発現機構の解明に取り組みたい。

謝 辞

本研究に関して常に多大なご助力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。合わせて本報告の整理をする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謝意を表します。

参 考 文 献

- 1) 千葉喜彦; “生物時計”, 岩波書店 (1975)
- 2) D.S. ソーンダース/宇尾 (訳); 生物リズム学入門, 理工学社 (1978)
- 3) 青木 清; “脳と行動”, 朝倉書店 (1986)
- 4) J. ブラディ/千葉 (訳); “生物時計”, 朝倉書店 (1985)
- 5) 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 (1986)
- 6) 遠藤, 木内, 牛田; 信学論 A, J67-A, 4, (昭59-04)
- 7) 遠藤, 木内, 牛田; 信学技報, MBE85-29, (昭60-9)
- 8) 遠藤秀治; “2-神経振動子を持つ神経回路の特性”, 福教大紀要, vol. 35. 第35分冊 (1986)
- 9) 甘利俊一; “神経回路網の数理”, 産業図書, (1978)
- 10) 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, (1985)