

低周波リズム発生のための神経回路; ～神経振動体が局所結合するモデル

遠 藤 秀 治

福岡教育大学技術科電気工学教室

(1988年8月31日受理)

A Neural Network Model for Generating Low-Frequency Rhythms ; the type of locally connected neural oscillators.

Shuji ENDOU

Department of Technology, Fukuoka University of Education

Abstract

Since the life has low frequency bio-rhythms, its pacemaker is considered the nervous system. From the viewpoint of the neural functions and the architecture, a neural network model is proposed in this paper.

The model consists of a set of neural oscillators and sum neurons, and the construction is to connect locally oscillators. Some computer simulations are performed to investigate a detail characteristics of the model.

It is shown that the model is able to generate stable low frequency rhythms.

1. 緒 言

潮汐リズムや概日リズム等生物の持つ低周波リズムの発生機構に関するモデルを神経系の機能と回路構成から提案して来ている^{1)~4)}。

このことは、多くの動物において神経組織にリズムの発生源が存在すると言う報告に基づいたものである⁵⁾⁶⁾。

前報告までのモデルは、複数の神経振動体とそれらの活動を加算するニューロンから成り立っていたものであり、その回路構成は振動体と加算ニューロンとの結合が相互に結びつくものであった。特に、加算ニューロンからの帰還量を制御することで出力リズムの周波数の低減化が可能なが示された。また、モデルの特性について近似解析と計算機シミュレーションの結果から考察が行なわれた。

今回は複数の神経振動体集合と複数の加算ニューロンを考えるモデルである。このことは実際の神経系に近づけた構造であると考えられる。

すなわち、複数の振動体と加算ニューロンが散在する中で1個の加算ニューロンと結合する振動体は近傍に在るものだけである。

また、1個の振動体に帰還する経路は同じく近傍の加算ニューロンからの場合だけである。なお、本モデルの出力は、複数の加算ニューロンの活動を集合した巨視的量にもたせている。このような構造を持つ神経回路から各振動体の発振周波数よりも低減化された周波数のリズム

ムが発生できることがわかった。

さらに、振動体と加算ニューロンとの結合数の変動に対しても、また各振動体の発振周波数の変動に対しても出力リズムには安定な低周波リズムが発生することがわかった。

以上の結果は計算機シミュレーションからの詳しい考察によるものである。

2. 神経回路モデル

2.1 回路構成

複数の神経振動体及び加算ニューロンから成る回路の全体図を図1に示す。神経振動体は前回の報告と同様に、興奮性-抑制性ニューロンの対から成る単純な振動体である。このモデルの全ての神経振動体の構造は同一とし、また発振周波数は基本的に構成ニューロン間のシナプス荷重によって決定されるものとする。

1個の加算ニューロン Σ_{oi} には近傍の振動体からの活動が入力され加算される。そして、この加算ニューロン Σ_{oi} からは出力関数により変換された適当な値が再度各振動体にフィードバックされる。この場合、各振動体への帰還経路は散在する近傍の任意の Σ_{oi} から行われるものとする。

本モデルにおける出力リズムは散在する Σ_{oi} の出力を集める出力ニューロン Σ_o の活動で表わすものとする。

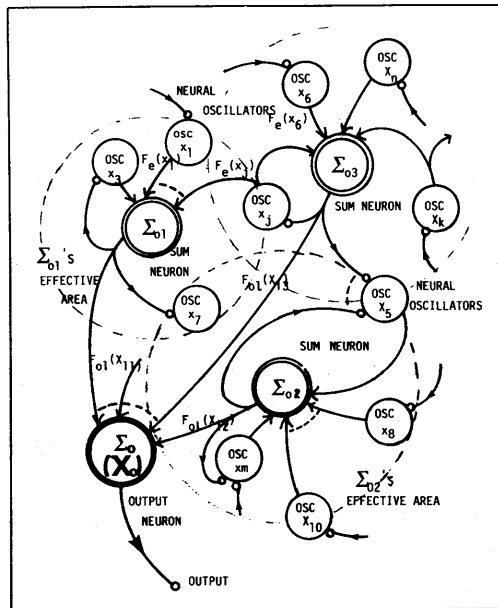


Fig. 1 : A neural network model.

2.2 動作の記述

興奮性と抑制性ニューロンから成る神経振動体は次式の発振角周波数 ω_{osc} で振動しているとする。

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

但し, W_{ei} , W_{ie} , W_{ee} は振動体内のシナプス荷重であり, A_e , A_i は振動体内ニューロンの出力関数 $F(x)$ の $x = 0$ における, 興奮性及び抑制性の微分係数である。

この時, 興奮性及び抑制性ニューロンの活動 x_k, y_k ($k = 1 \sim N$) はそれぞれ $F_e(x_k), F_i(y_k)$ の出力関数にて出力される。この出力は結合シナプス荷重 α_k により加算ニューロン Σ_{ol} に集められ加算される。この Σ_{ol} への入力数の平均値を m_o 本とすれば, Σ_{ol} での活動量 X_l ($l = 1 \sim M$) は次の(2)式に表現できる。

$$X_l = \sum_{k=1}^{m_o} \alpha_k F_e(x_k) \quad (2)$$

つまり, X_l は Σ_{ol} の膜電位に相当する値と考えられる。

次に, Σ_{ol} からの出力は出力関数 $F_l(X_l)$ により変換され帰還率 β_j ($j = 1 \sim n_o$) の大きさで各振動体にフィードバックされる。この時の振動体への Σ_{ol} からの帰還の数の平均値を n_o とする。

一方, 本モデルの出力 X_o は出力ニューロン Σ_o の膜電位に相当する巨視的な量であり, 各加算ニューロン Σ_{ol} の出力を結合荷重 γ_l ($l = 1 \sim M$) にて集められる。この時の関係式は次のように表わせる。

$$X_o = \sum_{l=1}^M \gamma_l \cdot F_l(X_l) \quad (3)$$

この時, X_o には周波数が各振動体の ω_{osc} よりも低減化したリズムの発生が起きる。

以上の動作は各振動体 x_k のミクロの活動として次式にて記述される。

$$\dot{x}_k + x_k = W_{ee} F_e(x_k) - W_{ei} F_i(y_k) + \sum_{j=1}^{n_o} \beta_j F_l(X_l) \quad (4-1)$$

$$\dot{y}_k + y_k = W_{ie} F_e(x_k) \quad (4-2)$$

但し, $\bullet = d/dt$ であり振動体内のニューロンの膜電位の時定数で無次元化されている。

また, 全ての出力関数は生体神経系の活動に対応させるため飽和特性をもつ S 字形関数とする。

2.3 基礎方程式

本モデルの出力 X_o の挙動を考察するために基礎となる関係式を導出する。

議論の簡単化のために次のような仮定条件を設ける。

$$\odot \quad \alpha_k = \alpha, \beta_j = \beta, \gamma_l = \gamma \quad (5-1)$$

$$\odot \quad F_i(y_k) = A_i y_k \quad (5-2)$$

この時, 式(4)から y_k を消去し x_k に関する式を求めると次式となる。

$$\begin{aligned} \ddot{x}_k - \left(W_{ee} \frac{dF_e}{dx_k} - 2 + \alpha \beta m_o n_o \frac{dF_l}{dX_l} \cdot \frac{dF_e}{dx_k} \right) \dot{x}_k + x_k \\ - (W_{ee} - W_{ei} W_{ie} A_i) F_e(x_k) - n_o \beta F_l(X_l) = 0 \end{aligned} \quad (6)$$

ここで、次式のように X_0 の代わりに新しい状態変数 X を考える。

$$X \equiv m_o \alpha A_e x_k \quad (k = 1 \sim N) \quad (7)$$

この仮定は後の計算機によるシミュレーションの結果から明らかなように定常時では全ての振動体は互いに同期した状態で安定しているためである。この X は式(3)において $\gamma = 1/M$ 、及び出力関数を全て線形関数とした時の $X_0 = X_i$ に等しいものである。

次に、 X に関する方程式を求める。式(6)の両辺を $m_o \alpha A_e$ 倍し k に関する和をとると次式が求まる。

$$\ddot{X} - \left(W_{ee} \frac{dF_e}{dx} - 2 + \frac{p}{A_e} \frac{dF_i}{dX_i} \cdot \frac{dF_e}{dx} \right) \dot{X} + X \quad (8)$$

$$- m_o \alpha A_e (W_{ee} - A_i W_{ei} W_{ie}) F_e \left(\frac{X}{m_o \alpha A_e} \right) - p F_i \left(m_o \alpha F_e \left(\frac{X}{m_o \alpha A_e} \right) \right) = 0$$

$$\text{但し, } p = m_o n_o \alpha \beta A_e \quad (9)$$

なお、この場合の p は振動体の活動 X_k に、加算ニューロン Σ_{oi} を介して帰還される総量であることがわかる。

従って、本モデルの出力の挙動を解析的に考察するためには式(8)の X に関する基本方程式の平衡解を解析すればよい。この近似解析は文献 [1] ~ [4] と同様に行なわれ、平衡解の存在領域及び低周波リズムの発生条件が求められる。この結果、巨視的活動量 X の持つおよその角周波数 ω_X を求めると次式となる。

$$\omega_X = [A_e A_i W_{ei} W_{ie} - (A_i p + A_e W_{ee})^2 / 4]^{1/2} \quad (10)$$

但し、 A_i は $F_i(X_i)$ の $X_i = 0$ における微分係数である。

明らかに振動体の発振角周波数 ω_{osc} を表す式(1)と比べて $A_i p$ の項の分だけ周波数が低減していることがわかる。このことは、出力リズムの周波数が p を制御することで低減化できることを表わしている。

3. 特 性

本モデルの基礎方程式の近似解析から求められる低周波リズム発生条件のパラメータ選定を基に詳しい特性を計算機シミュレーションから行なった。

振動体の個数 $N = 20$ 、加算ニューロンの個数 $M = 10$ の場合の神経回路とし、モデルの特性は巨視的量としての X でなく出力ニューロン Σ_o の膜電位 X_o を用いて調べた。

また、 X_o のリズム発生の存在は $X_o - \dot{X}_o$ 位相面のリミットサイクルの有無により確認している。

3.1 低周波リズムの発生

前報告⁴⁾と同様に X に関する基礎方程式(8)の平衡解の考察や近似解析から選定された低周波リズム発生のためのパラメータより行なったシミュレーションの一例を図2に示す。同図(a)は $X_o - \dot{X}_o$ 位相面の軌跡を、(b)は振動体、加算ニューロン及び出力リズムの活動波形を示した。なお、時間軸は振動体内ニューロンの膜電位の時定数で無次元化してある。

同図より振動体の固有発振角周波数はおよそ $\omega_{osc} = 0.3$ であり、一方出力リズムのそれ

ω_o はおよそ 0.1 と求まる。従って、この例では低減化は約 3 分の 1 であることを示している。

また、各振動体の活動は加算ニューロンの活動や出力リズムに完全に同期していることがわかる。故に、近似解析のための仮定条件式(7)は妥当であり成立することがわかる。

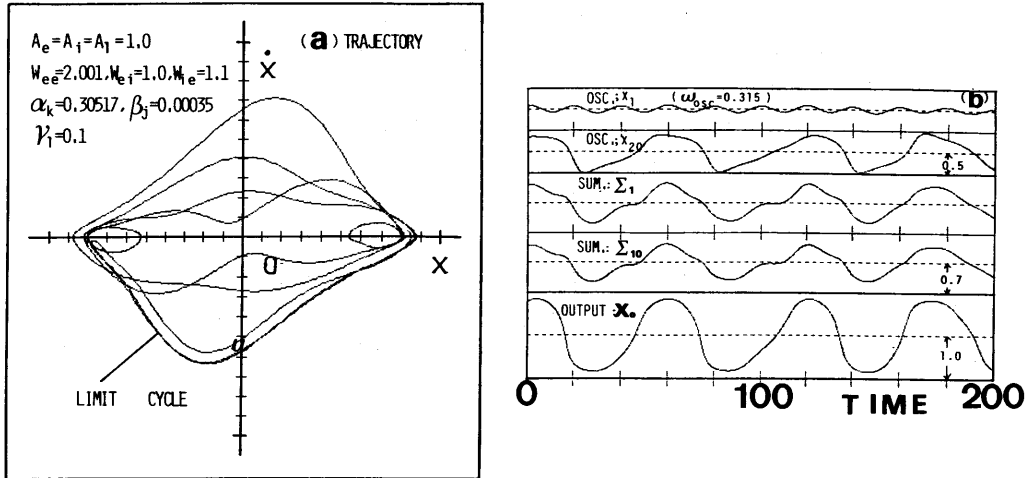


Fig. 2 : A example of the low-frequency rhythm by the model.

(a) Limit cycle in the (X_o, \dot{X}_o) plane.

(b) Waves of oscillators, sum- and output neurons.

3.2 周波数の低減化

出力リズムの周波数を低減化するにはパラメータの1つである α_k (総量としては p) を制御することで可能なことがわかっている。

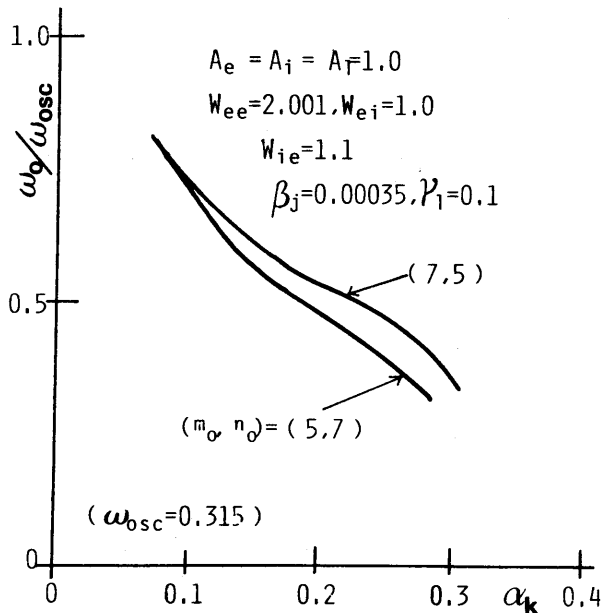


Fig. 3 : Reduced frequency ratio to the change of α .

ここでは振動体と加算ニューロン間の結合数 m_o と n_o の組合せをパラメータとしシミュレーションした。結果の一例を図3に示す。縦軸は X_o の角周波数を振動体の固有な値 ω_{osc} で除した比率で表わした。明らかに α_k の値の増加 (p の増加) により低減化が可能なことを示している。 m_o と n_o との組合せで (5, 7) の方がより低減化が大きいことがわかる。これは Σ_o より各振動体への帰還経路の数が多いために (7, 5) と比べて、同じ時間では帰還総量が大きくなるためである。この事実は m_o と n_o が (6, 4) と (4, 6) の偶数の場合にも同じ傾向であることがわかっていてる。

なお、本モデルでより低減化を行なうためには図3の結果より明らかなようにパラメータ選定の値をより小さい値まで採用しなければならない。

3.3 安 定 性

実際の生体神経系において振動体の発振周波数が全て同じ値に固定されることやシナプス荷重が不変と言うことはない。従って、本モデルもパラメータの変動に対し出力リズムがどのように応答するかを考察する。なお、ここで行なった変動は各パラメータが平均値の周りにガウス分布する内容である。故に、各パラメータ値は平均値を示し、標準偏差は Δ の記号を付けた値で示した。

(i) 結合数の変動：

神経振動体と加算ニューロン間の結合数 m_o と n_o に変動を与えた場合の一例を図4に示す。結合数の変動に対しても出力リズムは安定な活動が維持されていることがわかる。なお、この例では $\Delta m_o = 2$, $\Delta n_o = 1$ の場合であり安定な出力リズムの発生を保証するために α_k の値を 0.285 にとった。このために図3の例より幾分周波数の低減化は悪い。

このようなシミュレーションは実際の神経系においてもニューロン間の結合数の突然の欠損や変動があっても神経系の活動には重大な誤りがなく、神経系機能を安定に維持する状態に対応していると考えられる。

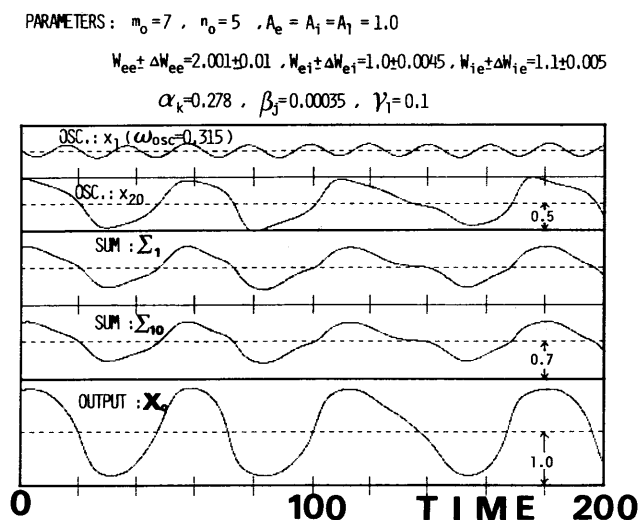


Fig. 4 : The response of the output rhythm in the case of the connection number change between the oscillator and the sum-neuron.

(ii) 神経振動体内の変動：

図5は神経振動体内に何らかの変動があり各振動角周波数 ω_{osc} が変動した場合の出力リズムの応答を示した一例である。この例は発振角周波数 $\omega_{osc} = 0.315$ の周りに2.8%変動を与えた場合の結果である。加算ニューロンの活動波形には基本振動の周波数成分が重畳しているが、出力リズム X_o の波形にはその変動が吸収され安定な状態を保っていることがわかる。

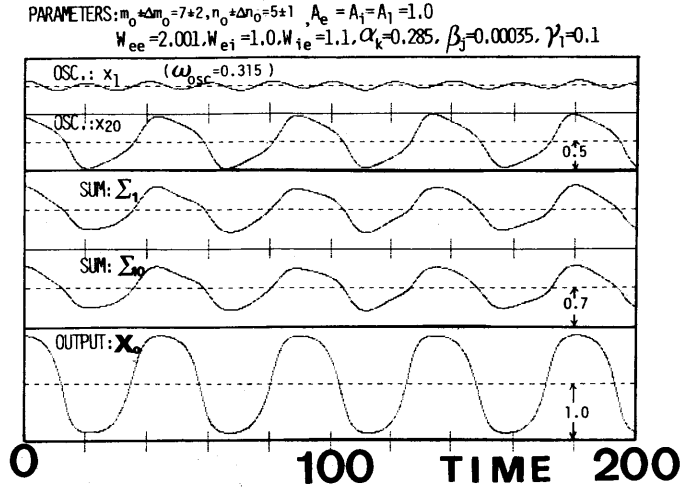


Fig. 5 : The response of the output rhythm in the case of the oscillator frequency change.

(iii) 全パラメータの変動：

図6には本モデルのあらゆるパラメータが同時に変動する場合の結果を表わした。振動体と加算ニューロン間の結合数(m_o, n_o)、振動体内シナプス荷重(W_{ee}, W_{ei}, W_{ie})そして結合シナプス荷重($\alpha_k, \beta_j, \gamma_l$)などあらゆるパラメータが同時に変動したとしても出力リズム X_o は各振動体の固有周波数から低減化した活動を安定に持つことが示された。このことは生体の持つホメオスタシスに相当する応答と見なすことができる。

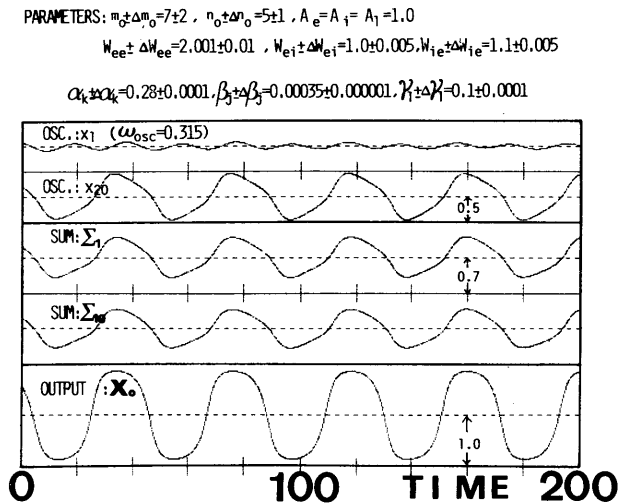


Fig. 6 : The response of the output rhythm in the case of all parameter changes in the model.

4. 結 び

複数の神経振動体と加算ニューロン間に相互作用が隣接する近傍でのみ局所結合する神経回路を提案した。この神経回路から各振動体の持つ固有周波数より低減した周波数をもつリズムが安定に発生することを示した。

また、モデル内の種々のパラメータ値の変動に対する特性も計算機シミュレーションから考察し、本モデルが低周波リズムの発生機構モデルとして見なせることがわかった。

今後はシナプス荷重の可塑性を盛り込み、実際の生物リズムの持つ特有な性質が説明できるモデルを考察していきたい。

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、並びに木内陽介教授に感謝致します。また、この報告をまとめ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も謝意を表します。

参 考 文 献

- 1) 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 (1984)
- 2) 遠藤, 木内, 牛田; “低周波リズムを発生する複数神経振動体モデル”, 信学論 D, J70-D, 8 (1987)
- 3) 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3分冊, (昭61-2)
- 4) 遠藤秀治; “2-神経振動子を持つ神経回路の特性 (II)”, 福教大紀要, Vol. 36, 第3分冊 (昭62-2)
- 5) T. Hiroshige & K. Honma; “Circadian Clocks and Zeitgebers”, Hokkaido Univ., Press (1985)
- 6) T. Hiroshige & K. Honma; “Comparative Aspects of Circadian Clocks”, Hokkaido Univ., Press (1987)
- 7) L.N. Edmunds, Jr.; “Cellular and Molecular Bases of Biological Clocks”, Springer-Verlag (1988)
- 8) 羽生, 田畑 (編); “水産動物の日周活動”, 恒星社厚生閣 (昭63-4)
- 9) 大島長造; “生物時計の遺伝学”, 東海大学出版会 (1988)
- 10) 甘利俊一; “神経回路網の数理”, 産業図書 (1978)