

神経回路モデルから発生する低周波リズムの 周波数とパターン制御

遠 藤 秀 治

福岡教育大学技術科電気研究室

(1993年9月10日受理)

The Control of Frequencies and Patterns on the Low-Frequency Rhythms Generated by Neural Network Model

Shuji ENDO

Faculty of Technology, Fukuoka University of Education

(Received September 10, 1993)

Abstract

There are many pattern rhythms with various periods in the life system. Most of these biological rhythms are generated and controlled by the nervous system. Moreover the rhythm frequencies and the patterns are quickly changed in the sensory or motor system.

In this paper it is shown that the rhythms generated by the neural network, which was proposed previously and consisted of many neural oscillators and sum-neurons, are controlled by some external inputs and/or internal parameters. This corresponds to the kind of the simulation for real biological phenomena.

1. 緒 言

生物の感覚器(受容器)から中枢系へ情報を伝達する時のパルス列や運動制御系におけるリズム運動のためのリズム信号発生,あるいは集団内における個体間の通信に必要な発声のパターン制御に使用される信号は,神経系により発生,周波数変調,及びパターン制御と大きく依存している。例えば,鯨の水中での通信に超音波を使い,蛙のメーティングコールには周波数変化を持った信号が作られ,コウモリの親子間の会話には周波数変調をされた信号が使われる。あるいは,ザリガニの遊泳や蜜蜂の収穫ダンス,その他動物の歩行や飛翔には多くのパターンを持つリズム発生が観察される¹⁾⁻³⁾。特に,リズム運動では神経系によるオスシレータが形成されていると考えられる⁴⁾⁵⁾。従って,神経系によるリズム発現機構や周波数変調に注目し,低周波リズムが発生できる神経回路モデルの提案を行って来ている⁶⁾⁻⁹⁾。

今回は,前回に報告した複数の神経振動体と加算ニューロンが局所的に結合し,回路全

体が相互作用することで低周波リズムが発生できる神経回路モデルを用い、このモデルから発生する低周波リズムが、モデルへの外部入力や内部パラメータの変化によってある範囲内でスムーズに周波数制御やパターン変化できることを示した。このことから、実際の生物系におけるリズム発生や周波数制御、及びパターン変化のシミュレーションとして考えられることを考察する。

2. 神経回路モデルの構成と動作原理

低周波リズムが発生できる神経回路モデルの構成について記述する。図1には、基本構成である神経振動体の構造を示した。興奮性と抑制性ニューロンからなる単純な振動体であり、固有発振周波数はニューロン間のシナプス荷重で決まる。およその角周波数は、式(1)で示した。また、外部入力は神経振動体の興奮性と抑制性ニューロンへ同じ本数： L と大きさ： S_0 が入力される。

$$\omega_{osc} = [W_{ei}W_{ie} - W_{ee}^2/4]^{1/2} \quad (1)$$

図2には今回のシミュレーションに使用した神経回路構成を示した。出力ニューロンを中心に、各加算ニューロンが近傍の神経振動体と連結するようにリング状の構成で行った。1個の加算ニューロンには平均的に m_0 個の神経振動体からの入力があり、シナプス荷重 α_{ij} で結合する。また、1個の神経振動体には平均的に n_0 個の加算ニューロンからの帰還があり、興奮性のニューロンにはシナプス荷重 $\beta_{e,ji}$ で、抑制性には $\beta_{i,ji}$ の大きさで結合している。なお、 α_{ij} は j 番目の神経振動体から i 番目の加算ニューロンのシナプス結合であり、 β_{ji} は j 番目の加算ニューロンから i 番目の神経振動体への帰還結合を示す。さらに、各加算ニューロンからの出力がシナプス荷重 γ を介して集められる。この時出力ニューロンからは各神経振動体の持つ固有周波数 ω_{osc} より低減化された周波数を持つリズムが発生する。

本モデルを構成する各ニューロンの出力関数はシグモイド関数型の飽和特性を持つが、これを線形で近似した場合の近似解析から出力リズムの発振角周波数が式(2)のようにもとまる。

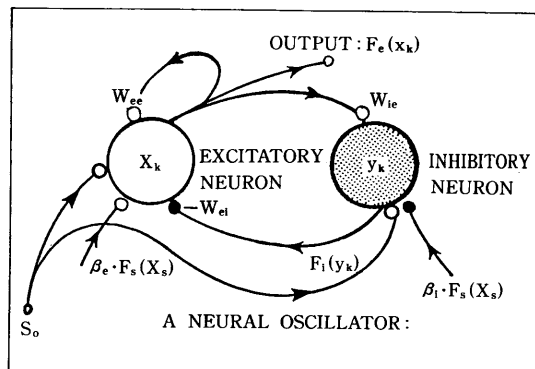


Fig. 1 A neural oscillator.

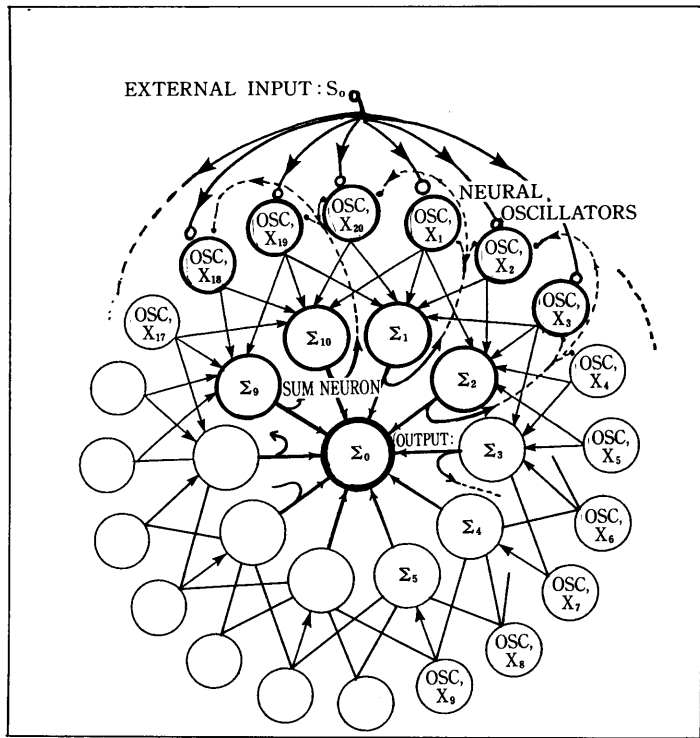


Fig. 2 The neural network model for computer simulations.

$$\omega_0' = [W_{ei} (W_{ie} - q) - LS_0 (W_{ei} - 1) - (p + W_{ee})^2 / 4]^{1/2} \quad (2)$$

ただし、 $p = \alpha \beta_e m_0 n_0$, $q = \alpha \beta_i m_0 n_0$ であり、全ての α 、全ての β_e と β_i はそれぞれ同じ値をとるものとした。

明らかに、式(2)から分かるように外部入力を入れることでモデル全体の出力リズム周波数は前回の報告よりもさらに低周波リズムとなることがわかる。

3. シミュレーション結果と考察

今回はモデルから発生する出力リズムの周波数とパターン変化が、どのように制御できるかを見るために外部入力と内部パラメータの変動を行った。

パラメータ選定は、神経振動体の個数：Nと加算ニューロンの個数：M及び出力ニューロンへのシナプス荷重 γ は固定したが、他のパラメータ値は平均値のまわりに正規分布する値を持つものであり、以下の各シミュレーションに共通の値である。かっこ内の値は標準偏差を表す。

※Parameters: $N=20, M=10, m_o=6$ (1), $n_o=4$ (1), $\alpha=0.62$ (0.001)
 $\beta_e=0.0001$ (0.000001), $\beta_i=0.0055$ (0.000005), $\gamma=0.1$
 $W_{ee}=2.01$ (0.0035), $W_{ei}=0.001$, $W_{ie}=1.1$ (0.0015)

本モデル内の神経振動体と加算ニューロン、及び出力リズムの活動は時間経過の波形で表すことにし、以下のシミュレーション結果では1、及び10番目の神経振動体と1、及び5番目の加算ニューロンの波形を示した。なお、縦軸は活動度を表し、時間軸は神経振動体内のニューロンが持つ膜電位の時定数で正規化した値で示した。

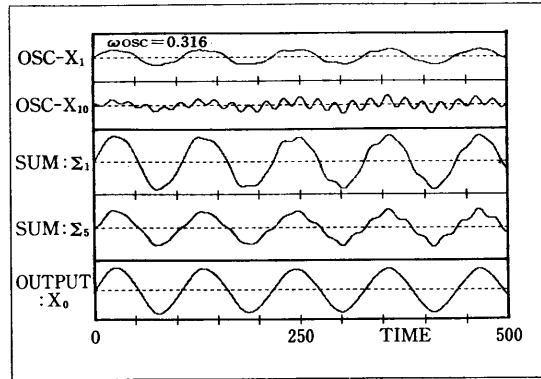


Fig. 3(a) A low frequency rhythm generated by the neural model.
 $N = 20, M = 10, m_o = 6$ (1), $n_o = 4$ (1), $\alpha = 0.62$ (0.001)
 $\beta_e = 0.0001$ (0.000001), $\beta_i = 0.0055$ (0.000005),
 $\gamma = 0.1, W_{ee} = 2.01$ (0.0035), $W_{ei} = 1.0$ (0.001), $W_{ie} = 1.1$ (0.0015)

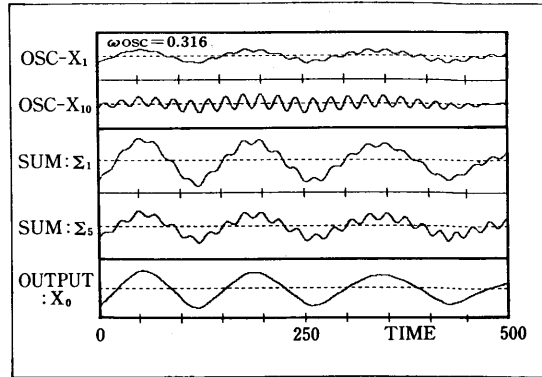


Fig. 3(b) Three external inputs exist: ($L=3$ [OSC-5, -10, -15],
 $S_o=0.015$)

(3-1) 外部入力による変化:

図3(a)と(b)は、本モデルが低周波数リズムを発生する条件下で外部入力の存在が出力リズムの周波数にどの程度影響するか、行ったシミュレーションの一例を示している。ここでは外部入力を3個、振動体の5、10、15番目に大きさ： $S_o=0.0015$ の大きさで入

力した。明らかに、外部入力のある(b)の方がより低周波リズムの発生であり、振幅の減少と言う形態変化のパターンが変わっていることがわかる。したがって、周波数の低いリズムを希望する場合には、外部入力を適切に入れることで制御できることが分かる。

つぎに、外部入力の存在がどの程度周波数変化可能であるか見るために行ったシミュレーション結果を示す。外部入力大きさを一定にし、入力の本数を変化させた場合の周波数低減化の割合を示したのが図4であり、一方入力の本数を一定にして外部入力大きさを变化した場合の結果が図5に示した。このことから、本モデルへの外部入力の影響はある程度の蓄積的効果を示し、入力の効果はある程度の閾値後に影響をもたらすことを示している。

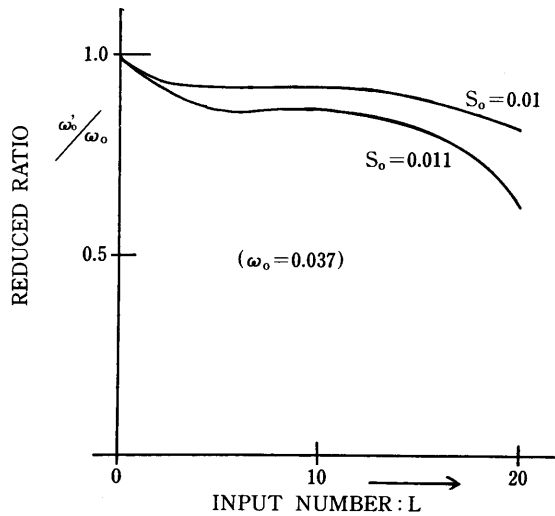


Fig. 4 Change in the case of input number perturbation.

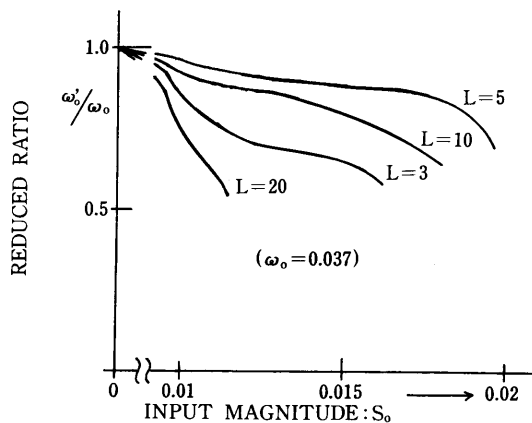


Fig. 5 Change in the case of input magnitude perturbation.

(3-2) 内部パラメータによる変化

次に、リズム発生源としての本モデルが外部入力制御以外により周波数変化できること

を見るために行ったシミュレーション結果を以下に示す。ここでは、主に神経振動体の変化と神経振動体と加算ニューロン間をつなぐシナプス変化による影響を確かめた。

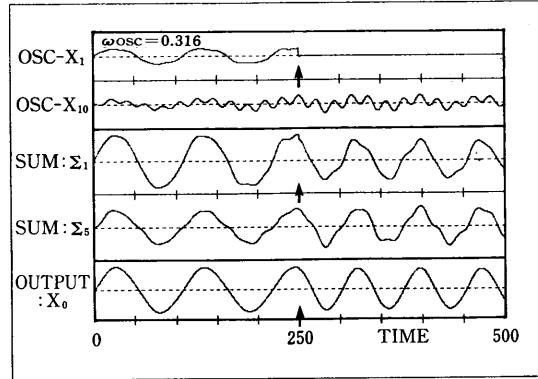


Fig. 6 Internal parameters change: a oscillator stops at the arrow mark. ($W_{ee,1}=0.0$)

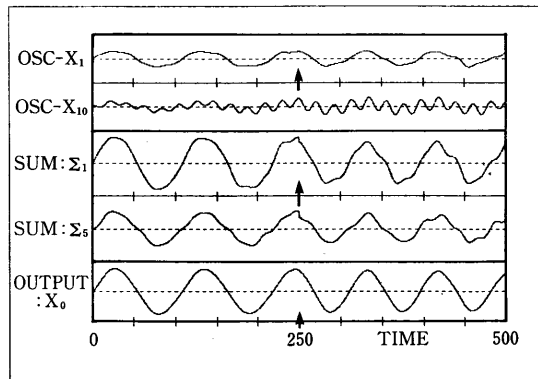


Fig. 7 Internal parameters change: two connections are destroyed. ($\alpha_{1,1} = \alpha_{5,10} = 0.0$)

①神経振動体の活動停止：

一例が図6に示されているが、1個の神経振動体の活動を弱めることで周波数の変化とリズムの振幅の低下と言う形態のパターン変化をもたらしていることを表している。ここでは、神経振動体の個数20個の内1番目の振動体が↑印の時刻で活動を停止させる（ここでは、 $W_{ee,1}=0.0$ とする）。このことで出力リズムに大きな周波数変化（高周波のリズムに変化）と振幅の減少と言うパターン変化をもたらせたことがわかる。

②シナプス結合の切断：

図7は、モデル内の神経振動体と加算ニューロン間の結合であるシナプスを切ることで出力リズムの周波数変化が可能である結果を示したものである。この場合は、 α のみ2ヶ

所切断された場合の結果である ($\alpha_{1,1} = \alpha_{5,10} = 0.0$ とした) が出力リズムの周波数の変化は極端ではなく、本モデル内に多数存在するシナプスの内2ヶ所くらいでは変わらない事が示された。同様に、加算ニューロンから神経振動体に帰還する経路の切断の場合にも同じ様な傾向が示された。シミュレーション結果は図8に示す通りであり、 β のみ2ヶ所が切断された場合 ($\beta_{1,1} = \beta_{5,10} = 0.0$ とした) である。

つぎに、シナプス結合の切断により出力リズムが変化する場合の様子を見るために4ヶ所の結合を切るシミュレーションを行った。結果は図9に示すが、 α と β 共に2ヶ所の切断である。(ここでは、 $\alpha_{1,1} = \alpha_{5,10} = 0.0$, 及び $\beta_{3,5} = \beta_{8,15} = 0.0$) 4ヶ所のシナプス結合を切断すると、本モデルの規模からは神経振動体と加算ニューロン間の相互作用によりモデル全体の活動が低下し、出力リズムの周波数、及びパターンに変化ができることがわかる。

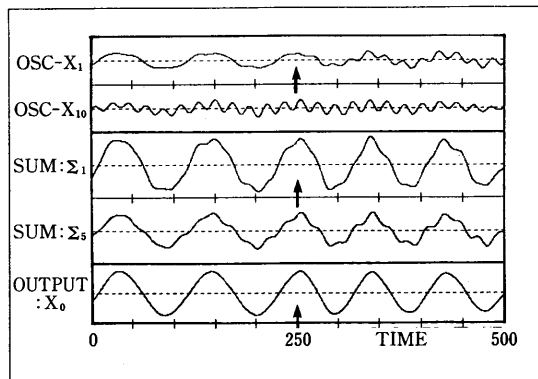


Fig. 8 Internal parameters change: two feedback connections are destroyed. ($\beta_{1,1} = \beta_{5,10} = 0.0$)

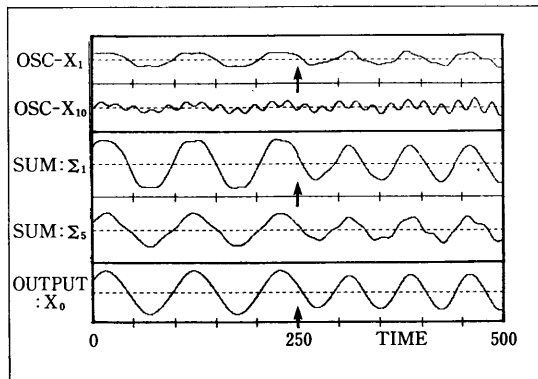


Fig. 9 Internal parameters change: four connections are destroyed. ($\alpha_{1,1} = \alpha_{5,10}, \beta_{3,5} = \beta_{8,15} = 0.0$)

③神経振動体とシナプスの同時変化：

ここでは、本モデルの出力リズムに極端な変化を行わせるためのシミュレーションが実施された場合の結果を図10に表す。このシミュレーションでは、1個の神経振動体の活動停止(ここでは、 $W_{ee,1} = 0.0$)と2ヶ所のシナプス切断(ここでは、 $\alpha_{5,10} = \beta_{10,15} = 0.0$)

の同時変化を与えた場合の結果である。明らかに、周波数が増加し、振幅が減少する割合がやや図9と比べて大きい事が分かる。

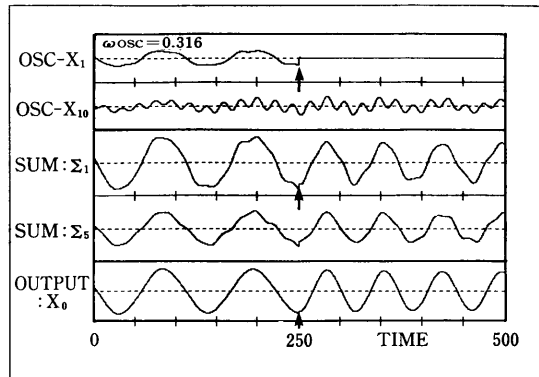


Fig. 10 All internal parameters are changed:
($W_{ee,1}=0.0$, $\alpha_{5,10}=0.0$, $\beta_{10,15}=0.0$)

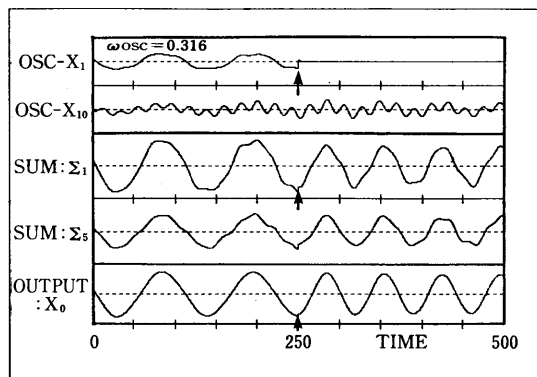


Fig. 11 A external exists and internal parameters are changed:
($L=1$, $S_0=0.015$ [OSC-5] $W_{ee,1}=0.0$, $\alpha_{5,10}=0.0$, $\beta_{10,15}=0.0$)

(3-3) 外部入力と内部パラメータの同時変化

ここでは、図10のシミュレーション条件に加えて外部入力をさらに与えた場合の結果を図11に示す。与えた外部入力の個数が一個であり（ここでは、5番目の神経振動体に入力）、大きさも極端な値でないために（ $S_0=0.015$ ）、図10の結果と劇的には変わっていない事が分かる。同様に、ここでも神経振動体の活動停止とシナプス結合の切断による効果の周波数増加と振幅の減少が起きている。

(3-4) ビート現象

本モデルのユニークな特性として、外部入力の長時間入力や内部パラメータ変動が大きき場合には図12に示すようなビート現象が発生する。ここでのパラメータ設定は上記の大きさから次の値のように標準偏差の値を少し大きめにした場合である。

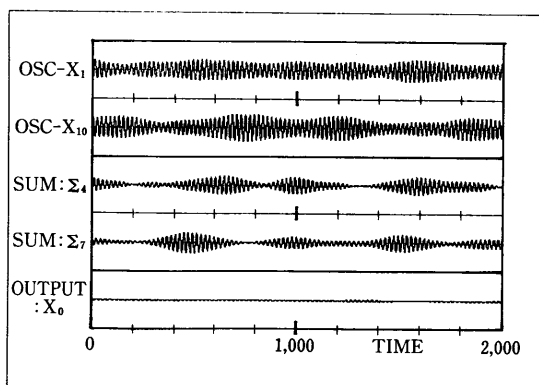


Fig. 12 Beat phenomenon.

($\alpha = 0.62$ [0.003], $W_{ie} = 1.0$ [0.002], $W_{ei} = 1.1$ [0.002])

[$\alpha = 0.62$ (0.003), $W_{ie} = 1.0$ (0.002), $W_{ei} = 1.1$ (0.002)]

この時出力リズムはほぼ消滅し、神経振動体と加算ニューロンの活動にビート現象が現れる。これは、モデル全体が同期状態に陥り互いに少しずつの位相差を持って活動するためにビートが発生するためと考えられる。なお、ここでは現象が明確になるために時間のスケールを大きくしてあり、またビートが顕著な例である4と7番目の加算ニューロンの波形を載せた。この現象は動物達がリズム運動を行う時、神経振動体から筋肉組織へ送る神経パルス列の信号パターンに対応したものと考えられる¹⁰⁾。

4. 動的特性による安定性

本神経回路モデルが安定に低周波リズムを発生するためには、内部パラメータの変動範囲には限界があることがわかっている⁸⁾。ここでは、このモデルが構造的に安定であるかどうかの考察を行うために動的な特性を試みる。この種のシミュレーションは既に図6からの結果で示した通りであるが、図中の↑印の時刻に条件変化を与える事でモデルの応答がどう変わるかを見る事で考察できる。

外部入力に関するモデルの安定性は、図4と図5からの結果からも言える事であった。出力リズム変化に及ぼす外部入力の個数と大きさにはある程度の閾値があり、その範囲内であれば極端な変動はない事が示されていた。

また、内部パラメータ変化によるモデルの安定性は神経振動体が20個で、加算ニューロンが10個の規模では神経振動体の活動停止は最も影響を持つパラメータであることがわかる。シナプス結合のパラメータである α 、 β の影響は、図7と図8の結果からある程度までの切断箇所数であれば出力リズムにはほとんど影響がないことが分かっている。

さて、本モデルの構造安定性を別の角度から考察するために、神経振動体の活動停止後の状態から、あるいは内部パラメータ変動状態からそれぞれの値を復帰する場合の動的特性を試みた。図13には、神経振動体の活動停止後に再度活動を復帰させた場合の結果が示されている。ここでは、神経振動体1番目の復活 ($W_{ee}=2.01$) を行っている。明らかに、

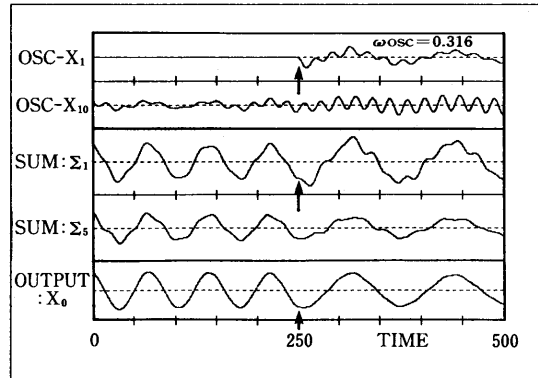


Fig. 13 The case of a revival neural oscillator.
($W_{ee,1}=2.01$)

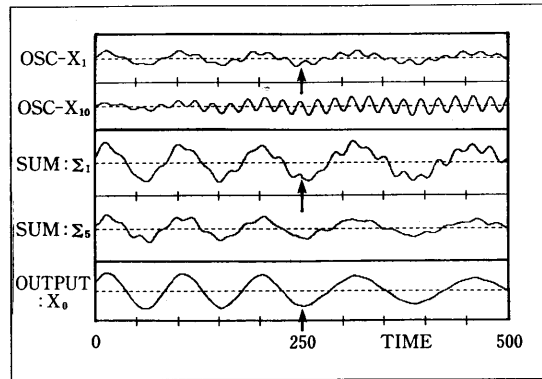


Fig. 14 The case of two revival internal parameters.
($\alpha_{1,1}=0.62, \beta_{10,15}=0.0001$)

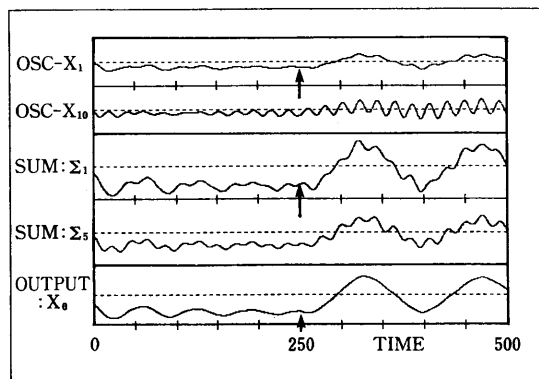


Fig. 15 The case of three removed external inputs.
($S_0=0.0$ [OSC-5, 10, 15])

本来の出力リズム状態に戻っている様子が分かる。図14は内部パラメータ内の加算ニューロンへの経路を2ヶ所と神経振動体への帰還経路を1ヶ所切断し（ここでは、 $\alpha_{1,1}=\alpha$

$\alpha_{1,10} = \beta_{10,15} = 0.0$), その後↑印の時刻で2ヶ所の復帰を行った場合(ここでは, $\alpha_{1,1} = 0.62$, $\beta_{10,15} = 0.0001$)の結果を示した。出力リズムの周波数も振幅の復帰が間違いなく行われていることが示されている。同様に, 図15は最初外部入力3個が入力されており, 出力リズムが明らかに規則的な振動を停止している状態から(ここでは, 神経振動体の5, 10, 15番目に $S_0 = 0.015$), 再度外部入力無しの状態に戻した場合の結果である。明らかに, 出力リズムが見事に復帰し本来の周波数と振幅を持っていることが分かる。

以上のことから, 本モデルが持つ構造的な安定性はある範囲内であれば強固に保たれることが分かる。

5. 結 び

低周波リズムを発生する神経回路モデルの特性として, 出力リズムの周波数とそのパターンがどの程度制御できるのかを考察するために, 外部入力及び内部パラメータ変動に対するシミュレーションを行った。この結果から, 実際の動物等に行われている種々の運動のためのリズム発生や行動パターン制御のためのインパルス列の発生と即座の応答に, あるいは受容器での情報化のための信号発生等に対応したシミュレーションと考えることができた。

今後は, 実際の生体神経系が持つもっとフレキシブルな構造安定であり, もっと低周波リズム発生が可能なモデルの改良と, 生体系特有な性質である学習による自己組織化などを盛り込んだ神経回路モデルの改良を行いたい。

謝 辞

日頃から研究上のご助力を賜っております。徳島大学工学部教授の木内陽介先生には感謝いたします。また, この報告をまとめるに当たり便宜をはかっていただきました, 福岡教育大学技術科の先生方にも謝意を表します。

参考文献

- 1) 鈴木良次: 生物情報システム論, 朝倉書店 (1991)
- 2) J. P. エバート (小原/山元訳): 神経行動学, 倍風館 (1982)
- 3) 小林惇・宗岡洋二郎: 行動生理学の基礎, 朝倉書店 (1983)
- 4) G. S. Stent, W. B. Jr. Kristan, W. D. Friesen, etc.: Neuronal Generation of the Leech Swimming Movement, *Science*, **200**, 1348-1357 (1978)
- 5) U. Bassler: On the Definition of Central Pattern Generation and its Sensory Control, *Biol. Cybern.*, **54**, 65-69 (1986)
- 6) 遠藤秀治, 木内陽介: 生物リズム発生の神経回路モデルの特性, D-181, 電子情報通信学会全国大会 (1991)
- 7) 遠藤秀治: “低周波リズム発生のための神経回路”, 福岡教育大学紀要, vol. 38, 第3文冊 (1989)
- 8) S. Endo, Y. Kinouchi: Neural Network with Interacting Oscillators to Generate Low Frequency Rhythm, *IEEE/EMBS'90*, No. 23, 4-1 (1990)

- 9) 遠藤秀治, 木内陽介: 低周波生物リズムを発生する神経回路の動特性, D-17, 第30回日本エム・イー学会大会 (1991)
- 10) A. H. Cohen, P. J. Holmes, R. H. Rand: The Nature of the Coupling Between Segmental Oscillators of the Lamprey Spinal Generator for Locomotion: A Mathematical Model, *J. Math. Biology*, **13**, 345–369 (1982)