JAIST Repository

https://dspace.jaist.ac.jp/

Title	数理ニューロンモデルを使った下オリーブ核における 情報伝達効率向上に関する基礎研究				
Author(s)	高沢,千裕				
Citation					
Issue Date	2008-03				
Туре	Thesis or Dissertation				
Text version	author				
URL	http://hdl.handle.net/10119/4323				
Rights					
Description	Supervisor:徳田功,情報科学研究科,修士				



Japan Advanced Institute of Science and Technology

修士論文

数理ニューロンモデルを使った 下オリーブ核における情報伝達効率向上に関する 基礎研究

北陸先端科学技術大学院大学 情報科学研究科情報処理学専攻

高澤 千裕

2008年3月

修士論文

数理ニューロンモデルを使った 下オリーブ核における情報伝達効率向上に関する 基礎研究

指導教官 徳田功 准教授

- 審查委員主查 徳田功 准教授
 - 審查委員 党建武教授
 - 審查委員 鵜木祐史 准教授

北陸先端科学技術大学院大学 情報科学研究科情報処理学専攻

610052高澤 千裕

提出年月: 2008年2月

Copyright © 2008 by Chihiro Takazawa

概 要

脳における内部モデルの学習則として、フィードバック誤差学習が川人ら (1987,1992) によって提唱されている.ここで、下オリーブ核は誤差信号を登上線維へ伝送する主要 器官と想定されているが、下オリーブ核ニューロンは発火頻度が低く、十分な情報を含ん だ誤差信号を伝搬する事ができるのか疑問視されてきた.Schweighofer ら (2004) は生理 データに基づいたコンパートメントモデルを構築し、下オリーブ核のカオス的振る舞いが ニューロン同士の非同期的発火を引き起こし、ネットワーク全体として効率的な情報伝搬 を可能にすることを示した.

本研究では、少数自由度でパラメータ設定の単純なµモデルを用いて下オリーブ核ニュー ロンのネットワークを構築し、Schweighofer らの仮説の検証を行なった.非同期的発火に 着目したシュミレーションを行なった結果、カオス的振る舞いが起こる結合強度領域に加 え、これとは異る弱い結合強度領域においても、効率的な情報伝搬が可能であることが 分った.

目 次

第1章	序章	1
1.1	研究背景と目的	1
第2章	ニューロンモデル	2
2.1	下オリーブ核	2
2.2	下オリーブ核ニューロンモデル	4
2.3	発火頻度の調整	4
第3章	下オリーブ核ニューロンモデルの評価	6
3.1	誤差情報伝搬の評価方法	6
3.2	非同期発火の評価方法	8
	3.2.1 ニューロン同士の相関	8
	3.2.2 クロスコリレーション	10
	3.2.3 同期インデックス	11
3.3	誤差情報伝搬と非同期発火の評価	12
	3.3.1 誤差情報伝搬の評価	12
	3.3.2 誤差情報伝搬の考察	15
	3.3.3 非同期発火に関する結果	16
	3.3.4 非同期発火に関する考察	18
第4章	閾値の変化に対する誤差情報伝搬の影響の検討	19
4.1	閾値の変化に関する検討	19
4.2	閾値の変化に関する結果	19
4.3	閾値の変化に関する考察	21
第5章	非一様な発火特性でのニューロンモデルによる検討	22
5.1	非一様なニューロンモデルの調整	22
5.2	シュミレーションの結果	24
5.3	シュミレーションの考察	29
第6章	ニューロンモデルのロバスト性の検討	30
6.1	ロバスト性の評価方法	30
6.2	シュミレーションの結果	32

6.3	シュミレーションの考察	33
第7章	スパイクの発火タイミングの考察	34
7.1	サロゲートによる検討方法	34
7.2	シュミレーションの結果	35
7.3	シュミレーションの考察	38
第8章	まとめ	39

第1章 序章

1.1 研究背景と目的

脳は人間の体のあらゆる部分を行動を制御するだけではなく、認知、知覚、推論、記憶 などを行っている。この脳の仕組みを理解すると考えたときに、ニューロンの発火や脳の 活動レベルの計測など、具体的に脳を観測することが可能になってきた現代でも脳のメカ ニズムを理解したとは言い難い。

未解明問題が多い脳機能の解明を考える上で脳の本質を損なわないために、より本物に 近いモデルを作ることは重要な立脚点である。

小脳は傷つけられると運動機能に障害が及ぶため人間の運動制御を司る部位として知られている。また、小脳の構造は比較的単純あり平行線維、登上線維、プルキンエ細胞などからできている。これら平行線維からの単純スパイクと登上線維からの複雑スパイクの プルキンエ細胞内の学習による小脳の可塑性を調べることで様々な学習モデルが提唱されてきた。

様々な小脳学習モデルの中でも、小脳内に逆ダイナミクスモデルを獲得すること想定 した内部モデル仮説が川人らによって提案され、有効な小脳学習のモデルとして生理実験 等における検証が行われている。内部モデル仮説における教師あり学習として代表的な フィードバック誤差学習は、産業用のマニュピレータやロボットアームの制御などに応用 されている [1]。このフィードバック誤差学習において下オリーブ核は、誤差信号を登上 線維へ伝送する主要器官であると想定されている。教師あり学習が正しく行われるために は正しい誤差信号が必要である。しかし、下オリーブ核ニューロンは発火頻度が低いこと が知られているため、学習に必要十分な情報を含んだ誤差信号を伝搬する事ができるのか 疑問視されてきた。

そこで、Schweighoferらは生理データに基づいた小脳の神経回路モデルを構築し、下オ リーブ核ニューロン同士の非同期的発火によるカオス的振る舞いが、ネットワーク全体と して効率的な情報伝搬を可能にして、学習の効果を高めていると提案した。

本研究は、パラメータ変数が単純で取り扱いやすいµ-モデルの発火頻度を調節した下 オリーブ核ニューロンネットワークモデルでの非同期的発火による誤差情報伝搬と、リア プノフ指数によるカオス的振る舞いを関連づけてシュミレーションしたものである。

第2章 ニューロンモデル

この章では、下オリーブ核の説明と本研究で扱うµ-モデルの紹介、このモデルの発火を どのようにして下オリーブ核の発火頻度に合わせたのかについて説明する。

2.1 下オリーブ核

下オリーブ核 (Inferior Olive) とはオリーブの内部にある延髄最大の神経核で延髄と小 脳皮質の間を連絡している主要な器官である。この下オリーブ核からのスパイクの多く が、内部モデル仮説における小脳の予測モデル学習の誤差信号として、登上繊維を伝わり 小脳皮質へ送られると考えられている(図 2.1¹)。

この下オリーブ核のニューロン同士は隙間がほとんどないために、隣接する細胞間を イオンなどの神経伝達物質が双方向に流れるギャップジャンクションであることが知られ ている。ギャップジャンクションは隣接する細胞間をイオンが双方向に流れるため、ある ニューロンが発火するとそのニューロンの発火が隣接するニューロンの発火を誘発して、 ニューロンの発火毎に隣接するニューロンの膜電位をショートさせるのではないかと考え られてきた。よって、ニューロン同士がギャップジャンクションで結合しているとニュー ロン同士の発火は同期的であると想像することができる。下オリーブ核ニューロンは1〜 2[Hz] (多くて数 [Hz])と非常に低い発火周波数であるため、下オリーブ核のニューロン 同士が同期してスパイクを送っては情報量は非常に限られてしまうのではないかと疑問視 されていいた。

そこで、Schweighoferらは生理データに基づいた下オリーブ核コンパートメントモデル を構築し下オリーブ核の電気的な振る舞いを再現した [2]。さらに、下オリーブ核のネッ トワークモデルによる情報伝送のコンピュータシミュレーションを行った [3]。その結果、 ニューロン同士の結合が非常に強い場合はニューロン同士は同期的に発火するが、現実的 なギャップジャンクションの結合レベルではニューロンが非同期的に発火することを示し た。また、さらに詳しい解析により入出力の相互情報量が最も高くなる結合レベルにおい てカオスの高さを示すリアプノフ指数が最大になることを示した。

- 生理的な結合レベルではニューロン同士は非同期的に発火する
- 誤差情報伝搬に有効な結合強度領域はカオスが高い

¹この図は参考文献 [5] を参考にした。



図 2.1: 内部モデル仮説における小脳学習のモデル。下オリーブ核 (Inferior Olive) は登上 線維へ誤差信号を伝える主要器官であると想定されている。

2.2 下オリーブ核ニューロンモデル

生理データを再現するための Schweighofer らのニューロンモデルは、パラメータ変数 が多くなりパラメータ変数同士の影響が複雑化してしまう問題がある。そのため、本研究 はパラメータ設定が単純で自由度の少ない数理モデルである文献 [6] の2変数 μ-モデルを 使う(式 2.1)。

本研究は、ニューロン同士の結合を最近接ニューロン同士の一次元結合を想定し、末端のニューロン同士も結合させることでニューロン結合の境界条件を周期的にした(式 2.2)。初期値には一様乱数を用いて、ルンゲクッタ法によりシュミレーションを行った。

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = -y_i - \mu x_i^2 (x_i - \frac{3}{2}) + I_i + J_i \\ \frac{dy_i}{dt} = -y_i + \mu x_i^2 \end{cases}$$
(2.1)

$$J_i = g_{GJ} \sum_{nb_i} (x_{nb_i} - 2x_i) \quad (nb_i \in coupled \ neightarrow cells)$$

$$= \begin{cases} g_{GJ}(x_{i+1} + x_N - 2x_i) \ (i = 1) \\ g_{GJ}(x_{i+1} + x_{i-1} - 2x_i) \ (i = 2, \dots, N - 1) \\ g_{Gj}(x_{i-1} + x_1 - 2x_i) \ (i = N) \end{cases}$$
(2.2)

2.3 発火頻度の調整

下オリーブ核は発火頻度が1〜2[Hz](多くても数[Hz])であるため必要十分な誤差情報を伝送できているのかが問題となっている。そこで、μ-モデルの発火頻度を下オリーブ核ニューロンの発火頻度に調整する必要があるため、μ-モデルに時定数τを導入した(式 2.3)。

時定数 τ は、まず入力一定(I=0.005)で一度十分な長さのシュミレーションを行いスパ イク数をカウントする。次に、平均発火率を2と決めて式2.5から時間 [s]を換算し、こ の時間とシュミレーションを行う適当な時間 [s]の比によって算出した。この操作により、 入力一定ではニューロンの発火頻度は2[Hz]となる。

この方法によりシュミレーションしたスパイクの例を図2.2に示す。このスパイクにある一定の閾値を決めて、膜電位に相当する x が閾値をこえると発火したと判断する。

$$\begin{cases} \tau \frac{dx_i}{dt} = -y_i - \mu x_i^2 (x_i - \frac{3}{2}) + I_i + J_i \\ \tau \frac{dy_i}{dt} = -y_i + \mu x_i^2 \end{cases}$$
(2.3)

$$J_i = g_{GJ} \sum_{nb_i} (x_{nb_i} - 2x_i) \quad (nb_i \in coupled \ neightarrow cells)$$

$$= \begin{cases} g_{GJ}(x_{i+1} + x_N - 2x_i) \ (i = 1) \\ g_{GJ}(x_{i+1} + x_{i-1} - 2x_i) \ (i = 2, \dots, N - 1) \\ g_{Gj}(x_{i-1} + x_1 - 2x_i) \ (i = N) \end{cases}$$
(2.4)



平均発火率=
$$\frac{\overline{\lambda} \cdot \cdot \cdot / 2}{時間}$$
 (2.5)

図 2.2: μ-モデルによるニューロンが発火している様子。入力一定では発火率が 2[Hz] となる。この値がある閾値を越えると発火とみなす

第3章 下オリーブ核ニューロンモデルの 評価

この章では、小脳学習における下オリーブ核の役割である誤差情報伝播を入力と出力の 平均発火率の相関により評価する。また,Schweighofer らの関連研究の検討を行うために、 この誤差信号伝搬の評価とカオスとニューロン同士の非同期的発火を関連付けて検討を 行う。

3.1 誤差情報伝搬の評価方法

内部モデル仮説では小脳の学習は予測モデルを獲得する教師あり学習であり、下オリー ブ核は誤差情報を伝搬するフィルターのような役割であると考えられている。小脳が教師 あり学習を的確に行うためには、正しい誤差信号を伝搬する必要がある。

そのため、入力信号をどれだけ正しく表現できているのか、入力信号と出力の平均発火 率との相関を計算することで誤差信号伝搬の評価とする(図3.1)。まず、ニューロンにあ る信号を入力すると、その出力は入力信号強度が強い時間は発火が多くなり、入力信号強 度が弱い時間は発火が少なくなる。ある入力信号による出力の一定窓幅間隔ごとに平均発 火率を算出し、入力信号との相関を計算する。この方法による入力信号と出力の平均発火 率の様子を図3.2と図3.3に示す。入力と出力の平均発火率の相関が高いほど入力信号を 良く表現していると考えられるため、誤差信号を良く伝搬していると評価する。これによ り、誤差情報の正確な表現の観点から誤差情報伝搬に最も効果的な結合強度領域を調べる ことができる。

また、誤差情報伝搬に効果的な結合領域におけるカオス的な振る舞いを関連付けるため、Shimada-Nagasimaのアルゴリズムによりリアプノフ指数を計算した。これにより誤 差情報伝搬に最も効果的な結合強度領域とカオス的な振る舞いが起こる結合強度領域の 関係についても検討すことができる。Schweighofer らの関連研究によれば、カオスの大き さを測るリアプノフ指数の高い結合強度領域が、誤差情報を伝送するために最も有効な結 合強度領域であると考ているため、リアプノフ指数が最大になる結合強度領域で、この入 力と出力の平均発火率の相関による誤差信号伝搬の評価が最も高くなると期待すること ができる。

この評価方法により、誤差信号伝搬に有効な結合強度領域を判断し、リアプノフ指数によりカオスと関連付けて検討を行う。



図 3.1:入力と出力の平均発火率の相関の構成図。ある入力信号に対して出力の一定窓幅 間隔毎の平均発火率を算出し、入力信号と平均発火率の相関を計算する。



図 3.2: 入力信号の例

図 3.3: 出力の平均発火率の例

3.2 非同期発火の評価方法

Schweighofer らの関連研究では、下オリーブ核のニューロン同士が現実的なレベルでは ニューロン同士は非同期的に発火し、誤差信号伝搬に有効な結合強度領域におけるニュー ロン同士の発火も非同期的であるとなっている。誤差信号伝搬に有効な結合強度領域と、 ニューロン同士の非同期的な発火を関連付けるにはニューロン同士の非同期的な発火を判 断する指標が必要である。そこで、本研究は3つの方法でニューロン同士の非同期的発火 を評価した。

3.2.1 ニューロン同士の相関

一般に、ニューロン同士が図 3.4 のようにニューロン同士の結合強度が強く同期的に発 火しているとニューロン同士の相関は高くなる(図 3.6)と考えられる。これとは逆に、 図 3.5 のように、ニューロン同士の結合強度が弱く非同期的に発火しているとニューロン 同士の相関は低くなる(図 3.7)と考えられる。

そこで、ニューロンの膜電位を表すxの時系列におけるニューロン同士の相関を計算す ることで、非同期的な発火を評価できると考えられるため、すべてのニューロン同士の組 み合わせによる相関の平均を計算し、ニューロン同士の非同期的に発火の評価とする。



図 3.4: ニューロン同士が同期的に発火して 図 3.5: ニューロン同士が非同期的に発火し いる例 ている例



図 3.6: ニューロンの同期発火による相関の 図 3.7: ニューロンの非同期発火による相関 例。ニューロン同士が同期的に発火すると膜の例。ニューロン同士が非同期的に発火する 電位を表す x 同士もほぼ同じ値になるので時 と膜電位を表す x はバラバラになるので、時 系列における x の相関を計算すると相関は高 系列における x の相関を計算すると相関は低 くなる。 くなる。

3.2.2 クロスコリレーション

また、ニューロン同士の相関とは違う非同期発火の評価方法として文献[4]のクロスコ リレーション(式 3.1)により評価した。

この式のiは、時間Nまでのタイムステップを表している(i=1,2,……,N)。式3.2のX(i) はニューロンののスパイク列を表していて、もし時間iに発火があればX(i)=1、時間iに 発火がなければX(i)=0となる。式3.3のY(i)は、X(i)とは異なるニューロンのスパイク 列である。

V(i) はX(i) を正規化して、W(i) はY(i) を正規化している。C(t) がクロスコリレーショ ンを示し、この値が大きいほどシンクロ度が高いことを表している。t はタイムラグで ある。

本研究は、タイムラグがゼロ時間(C(t=0))のクロスコリレーションをすべてのニュー ロン同士の組み合わせの平均により算出した。このクロスコリレーションによってニュー ロン同士の非同期的な振る舞いを判断することができる。

$$C(t) = \frac{\sum_{i=1}^{N} [V_{(i)} W_{(i-t)}]}{\sqrt{\sum_{i=1}^{N} V_{(i)}^2 \sum_{i=1}^{N} W_{(i)}^2}}$$
(3.1)

$$V_{(i)} = X_{(i)} - \sum_{j=1}^{N} \frac{X(j)}{N}$$
(3.2)

$$W_{(i)} = Y_{(i)} - \sum_{j=1}^{N} \frac{Y(j)}{N}$$
(3.3)

3.2.3 同期インデックス

3つ目の非同期発火を評価する方法として同期インデックスを計算した。ある時間にお けるニューロンの膜電位を表すxとイオンチャンネルの活性変数を表すyの値をxy座標 軸に置く。この時の4つのニューロンの角度ω1からω4を単位円の上に写した際の座標 をN1からN4とする。

ニューロン同士が非同期的に発火している場合、ニューロン同士の位相がずれているため、ある時間では図3.8のようになると考えられる。このときの、すべてのニューロンのベクトルの和Kは、ニューロン同士の位相がそろっていないため小くなる。これに対して、ニューロン同士が同期的に発火している場合、ニューロン同士の位相が揃っているためある時間では図3.9のようになると考えられる。このときの、すべてのニューロンのベクトルの和Kは、ニューロン同士の位相がそろっているため1に近づく。

この時のベクトルの和kを同期インデックスと言う。同期インデックスkが小さいほど ニューロン同士が非同期的に振る舞っていると評価することができる。

本研究は、すべてのニューロンによるベクトルの和から同期インデックスを算出しニューロン同士の非同期的な発火の振る舞いを評価する。





図 3.8: ニューロン同士が非同期的に発火し ている例。ニューロン同士が非同期的に発火 図 3.9: ニューロン同士が同期的に発火して しているならば、個々のニューロン同士の位 いる例。ニューロン同士が同期的に発火して 相がずれているためベクトルの和kは小さく いるならば、個々のニューロン同士の位相が 揃っているためベクトルの和kは大きくなる

誤差情報伝搬と非同期発火の評価 3.3

誤差情報伝搬の評価 3.3.1

表3.1パラメータによる入力と出力の平均発火率の相関とリアプノフ指数とニューロン 同士の相関の関係を図 3.10 に示し、この図の弱い結合強度領域を拡大した入力と出力の 平均発火率の相関とリアプノフ指数とニューロン同士の相関の関係を図 3.11 に示す。こ れらのシュミレーションは初期値に依存しないように5回計算した平均を算出している。

初期値 ニューロン数 シュミレーション時間 μ 1.65一様乱数 30 200[s]入力 閾値 平均発火率の窓幅 周波数 正弦波 0.70.05[Hz]1[s]

表 3.1: 誤差情報伝搬評価でのシュミレーションパラメータ





図 3.10: 上段:入力と出力の平均発火率の相関、中段:リアプノフ指数、下段:ニューロ ン同士の相関(結合強度=0.0~1.0)



図 3.11: 上段:入力と出力の平均発火率の相関、中段:リアプノフ指数、下段:ニューロン同士の相関 (結合強度=0.0~0.1)



図 3.12: A,B 結合強度領域のスパイク

3.3.2 誤差情報伝搬の考察

ここでは、Schweighofer らが提案した仮説の検討を行う。まず、誤差情報伝搬に有効な 結合領域とニューロン同士の非同期的発火の関係について考察する。図 3.10 の入力と出 力の平均発火率の相関のグラフとニューロン同士の相関のグラフを見ると、入力と出力の 平均発火率の相関が高くなるにつれてニューロン同士の相関が低くなっていることがわか る。これは、誤差情報伝搬に有効な結合強度領域はニューロン同士は非同期的に発火して いることを示している。同じ図から、入力と出力の平均発火率の相関が高くなるにつれて リアプノフ指数が高くなっていることがわかる。

次に、ニューロン同士が非同期的に発火している弱い結合強度領域を拡大した図 3.11 に ついて考察する。まず、B付近の結合強度領域を見ると、リアプノフ指数が最も高い結合 強度領域では、入力と出力の平均発火率の高くなり、ニューロン同士の相関が低いことが わかる。これは、誤差情報伝搬に有効なB結合強度領域はリアプノフ指数が高く、ニュー ロン同士は非同期的に発火していることを示している。この結果から、ニューロン同士が 非同期的に発火する結合強度領域は、誤差情報伝搬に有効でリアプノフ指数が高いことが わかる。

本研究のB結合強度領域によって、Schweighoferらのニューロン同士が非同期的に発火 している結合強度領域は下オリーブ核の誤差情報伝搬に有効で同じ結合強度領域でリア プノフ指数の高いとの仮説と一致する検証ができた。

しかし、図 3.11 の A 付近の結合強度領域に注目すると、ニューロン同士の相関が低く 入力と出力の平均発火率の相関が高いにもかかわらず、リアプノフ指数が低いことがわか る。これは、ニューロン同士が非同期的な発火で、下オリーブ核の誤差情報伝搬に有効な 結合強度領域であるにもかかわらず同じ結合強度領域のリアプノフ指数が低いことを示 している。本研究の A 結合強度領域による結果は Schweighofer らの仮説と一致しない。 以上から、この結果をまとめると、

- 下オリーブ核の誤差信号伝搬にはニューロン同士の非同期的な発火が重要である。
- B 結合強度領域の結果が Schweighofe らの仮説と一致することが検証できた。
- しかし、Schweighoferらの仮説と一致しないが誤差情報伝搬に有効なA結合強度領域が示唆された。

本研究はこの結果をポジティブに捉え A,B 結合強度領域の特徴などを検討していく。最後に、A,B 結合強度領域のスパイクの様子を図 3.12 に示す。この図から、A 結合強度領域は結合強度が非常に弱くニューロン同士のつながりが弱いため、スパイクがはっきりしている特徴が見られる。また、B 結合強度領域の発火は A 結合強度領域に比べて結合強度が少し強いためニューロン同士の影響を受けて不規則に発火している特徴が見られる。これ以降、入力と出力の平均発火率の相関が高くてリアプノフ指数も高い結合強度領域を B とする。

3.3.3 非同期発火に関する結果

ニューロン同士の相関とクロスコリレーションと同期インデックスの関係を図 3.13 に 示し、この図の弱い結合強度領域を拡大したニューロン同士の相関とクロスコリレーショ ンと同期インデックスの関係を図 3.14 に示す。これらのシュミレーションは初期値に依 存しないように5回計算した平均を算出している。



図 3.13: 上段: ニューロン同士の相関、中段: クロスコリレーション、下段: 同期インデッ クス (結合強度=0.0~1.0)



図 3.14: 上段:ニューロン同士の相関、中段:クロスコリレーション、下段:同期インデッ クス (結合強度=0.0~0.1)

3.3.4 非同期発火に関する考察

Schweighoferらは下オリーブ核ニューロンの低い発火頻度による誤差情報伝搬は、ニュー ロン同士が非同期的に発火することで高周波情報を維持し、誤差情報を正確に伝搬してい ると考えている。ニューロンの情報表現にはレートコーディングやタイミングなどの考え 方があるが、ここではニューロン同士の相関、クロスコリレーション、同期インデックス の異なる3つの指標による非同期的な発火の評価を比較することで、A,B 結合強度領域に おける発火率符号化の非同期発火特性に特徴的なものが見られないか検討する。

図 3.13 より、結合強度が弱いとニューロン同士の相関、クロスコリレーション、同期 インデックスが低く、結合強度が強くなるほどニューロン同士の相関、クロスコリレー ション、同期インデックスが高くなってニューロン同士が同期的に発火していることがわ かる。これは、結合強度が弱くなるほど非同期的に発火していることを示す。このことか ら、どの評価方法でも非同期的発火を判断することができることがわかる。

次に、図 3.13 の弱い結合強度領域を拡大した図 3.14 の検討を行う。まず、すべてのグ ラフから、弱い結合強度領域の発火は非同期的であることがわかる。つぎに、ニューロ ンの相関のグラフの全く結合していない結合強度 0 を見ると、ニューロン同士の相関が若 干程、高くなっていることがわかる。この領域はニューロン同士が結合していないため、 ニューロン同士からの影響は受けないが、入力信号が同じであるため、入力信号のの振 幅に引っ張られて若干高くなったものと考えられる。しかしながら、A 結合強度領域(結 合強度 0.005) やB 結合強度領域(結合強度 0.05) 付近を観察しても特徴的な違いが見られ ない。

以上をまとめると、

 ニューロン同士の相関、クロスコリレーション、同期インデックスの指標から結合 強度が弱いとニューロン同士が非同期的に発火していることがわかる。

第4章 閾値の変化に対する誤差情報伝搬 の影響の検討

本研究はある一定の閾値を設定し、この閾値をμ-モデルの膜電位を表すxが越えること で発火したと判断している。本章では、この閾値に対する依存性について検証する。

4.1 閾値の変化に関する検討

ここでは閾値を変化させたときのA,B結合強度領域の依存性を検証する。本研究は、μ-モデルの発火頻度が下オリーブ核の発火頻度になるように、時定数τを導入し、入力一定 では2[Hz]となるようにしている。そのため、閾値が変わっても発火頻度は変わらない。

4.2 閾値の変化に関する結果

表4.1パラメータによる閾値を変化させた場合のA,B 結合強度領域における入力と出力 の平均発火率の相関の変化を図4.1に示す。横軸に閾値、縦軸に入力と出力の相関をとっ た。これらのシュミレーションは初期値に依存しないように5回計算した平均を算出して いる。

μ	初期値	ニューロン数	シュミレーション時間
1.65	一様乱数	30	200[s]
入力	周波数	平均発火率の窓幅	
正弦波	0.05[Hz]	1[s]	

表 4.1: 誤差情報伝搬評価でのシュミレーションパラメータ



図 4.1: 閾値の変化による誤差情報伝搬の評価の影響。実線がA結合強度領域、点線がB 結合強度領域に対応している

4.3 閾値の変化に関する考察

ここでは、閾値が変化させることより誤差情報伝搬にどのような影響があるのか考察 する。

閾値を変化させた場合の誤差情報伝搬の評価の影響を図4.1に示す。横軸に閾値をとり、 縦軸に入力と出力の平均発火率の相関をとった。この結果から、A 結合強度領域は閾値が 変化しても入力と出力の平均発火率の相関が高いことが見られる。これは、A 結合強度 領域のスパイクはしっかりたっている特徴があり、閾値に依存しないためであると考えら れる。

しかし、B結合強度領域は閾値を下げていくほど、入力と出力の平均発火率の相関が下 がっていることがわかる。これは、B結合強度領域のスパイクは複雑でカオス的に揺らぐ ため閾値の変更の影響を受けたためであると推察できる。

この結果から、B結合強度領域は閾値を変えるとの入力と出力の平均発火率の相関が低くなるが、A結合強度領域は閾値を変えても影響を受けないことがわかった。

- 閾値を変えるとB結合強度領域の入力と出力の平均発火率の相関が低くなる。
- 閾値を変えてもA結合強度領域とB結合強度領域が見られた。

これ以降は、B 結合強度領域とA 結合強度領域の特徴を明確にみられるようにするために閾値は 0.6 でシュミレーションを行う。

第5章 非一様な発火特性でのニューロン モデルによる検討

この章では、個々の下オリーブ核ニューロンの発火特性を非一様にしてシュミレーション することで、A,B 結合強度領域の特徴が観察できるのが検討する。

5.1 非一様なニューロンモデルの調整

現実のニューロンは完全に同じではなく、少しずつ発火特性が違う。そこで、個々の ニューロンの発火特性を非一様にした場合、A,B 結合強度領域で誤差情報伝搬にどのよう な特徴が現れるのかを検討する (図 5.1)。

さらに、個々のニューロンの発火特性を非一様にした場合でもA結合領域とB結合強 度領域の特徴が見られるのか調べる。 μ -モデルのそれぞれのニューロンの発火特性は定 数 μ の値によって決まる。そこで、それぞれのニューロンの発火特性を非一様にするため に、個々のニューロンの μ の値を $\mu \pm (\mu \times 5\%) \ge \mu \pm (\mu \times 10\%)$ の範囲内の乱数に よって設定する。この状態で入力と出力の平均発火率の相関を計算することで、下オリー ブ核の個々のニューロンが非一様な場合に誤差情報伝搬に影響があるのか検討する。個々 のニューロンの発火特性を非一様にした場合でも、A,B 結合強度領域の特徴が起こること を期待する。



図 5.1: 個々のニューロンの発火特性が違う場合の入力と出力の平均発火率の相関の構成図

5.2 シュミレーションの結果

表5.1のパラメータによる個々のニューロンが非一様(μ±μ×5%)の場合の入力と 出力の平均発火率の相関とリアプノフ指数とニューロン同士の相関の関係を図5.2に示す。 また、入力と出力の平均発火率の相関が高い結合強度領域を拡大した個々のニューロンが 非一様の場合の入力と出力の平均発火率の相関とリアプノフ指数とニューロン同士の相 関の関係を図5.3に示す。さらに、表5.1のパラメータによる個々のニューロンが非一様 (μ±μ×10%)の場合の入力と出力の平均発火率の相関とリアプノフ指数とニューロ ン同士の相関の関係を図5.4に示す。また、入力と出力の平均発火率の相関が高い結合強 度領域を拡大した個々のニューロンが非一様の場合の入力と出力の平均発火率の相関とリ アプノフ指数とニューロン同士の相関の関係を図5.5に示す。これらのシュミレーション は初期値に依存しないように5回計算した平均を算出している。

初期値	ニューロン数	シュミレーション時間	閾値
一様乱数	30	200[s]	0.6
入力	周波数	平均発火率の窓幅	
正弦波	0.05[Hz]	1[s]	

表 5.1: シュミレーションパラメータ



図 5.2: 上段:入力と出力の平均発火率の相関、中段:リアプノフ指数、下段:ニューロン 同士の相関 (結合強度=0.0~1.0)。個々のニューロンが μ ± μ × 5 %の範囲で非一様。



図 5.3: 上段:入力と出力の平均発火率の相関、中段:リアプノフ指数、下段:ニューロン 同士の相関 (結合強度=0.0~0.1)。個々のニューロンが μ ± μ × 5 %の範囲で非一様。



図 5.4: 上段:入力と出力の平均発火率の相関、中段:リアプノフ指数、下段:ニューロン 同士の相関 (結合強度=0.0~1.0) 個々のニューロンが μ ± μ × 1 0 %の範囲で非一様。



図 5.5: 上段:入力と出力の平均発火率の相関、中段:リアプノフ指数、下段:ニューロン 同士の相関 (結合強度=0.0~1.0) 個々のニューロンが μ ± μ × 1 0 %の範囲で非一様。

5.3 シュミレーションの考察

個々のニューロンが非一様な発火特性であるの場合の誤差情報伝搬について考察する。 まず、入力と出力の平均発火率の相関とリアプノフ指数とニューロン同士の相関の関係を 示した図5.2のニューロン同士の相関のグラフを見ると、結合強い領域であっても、ニュー ロン同士の相関が低いことがわかる。これは、個々のニューロンが非一様な発火特性であ るため、ニューロン同士が同期的に発火しにくくなったためであると考えられる。これ は、図5.3、図5.4、図5.5についても同じことが言える。また、入力と出力の平均発火率 の相関が高くなるにつれてリアプノフ指数が高くなっていることがわかる。これは、3章 の結果と同じで Schweighofer らの仮説の肯定を示している。

次に、入力と出力の平均発火率の相関が高い結合強度領域を拡大した、図 5.3 と図 5.5 について考察を行う。図 5.3 の A 付近の結合強度領域を見ると、リアプノフ指数が低い結合強度領域で入力と出力の平均発火率の相関が高くなっていることがわかる。これは 3 章 の A 結合強度領域の特徴と一致する。同様に、個々のニューロンの発火特性を $\mu \pm 1.0$ %と大きくした図 5.5 でも A 結合強度領域が見られる。A 結合強度領域が見られる理由をスパイクの特徴から考える。

A 結合強度領域のスパイクは明瞭である特徴があげられる。ここから、A 結合強度領域の入力と出力の平均発火率の相関の高さは閾値の高さには依存しないと考えられるため、 個々のニューロンが非一様な発火特性であっても高い誤差信号伝搬効果が見られると推察 できる。

また、図 5.3 と図 5.5 から、A 結合強度領域は狭く B 結合強度領域は広いことが見られる。現実のニューロンは生理的なもので結合強度が一様ではないため、B 結合強度領域のように結合強度領域が広いことは現実のニューロンにとっては有用であることが考えられる。

以上この章の検討の結果をまとめる。

● 個々のニューロンが非一様な場合でも A,B 結合強度領域が確認できた。

第6章 ニューロンモデルのロバスト性の 検討

この章では、A,B 領域において個々のニューロンに対するノイズを考慮したシュミレーションを行い、ノイズに対する影響を検討する。

6.1 ロバスト性の評価方法

A,B 結合強度領域のロバスト性について検討する(図 6.1)。A,B 結合強度領域のロバスト性を考えるため *µ*-モデルに式 5.1 のようにノイズを入れた。Intensity はノイズの強度、M(0,1) は平均 0 分散 1 の正規分布の乱数を表している。

まず、A 結合強度領域(g=0.005)でのノイズの強度と、入力と出力の平均発火率の相関の関係を図 6.2 に示す。この図から、ノイズの強度が大きくなるほど A 結合強度領域での入力と出力の平均発火率の相関が小さくなることがわかる。これは、ノイズの強度が強くなるほどニューロンがノイズの影響を受けていることを示している。このため、入力と出力の平均発火率の相関が低くなるほどノイズの影響を受けていると評価する。ニューロンモデルのロバスト性の評価を検討するためノイズ強度 0 の場合と、A 結合強度領域においてほぼノイズ影響を受けないノイズ強度 0.02 の場合で、入力と出力の平均発火率の相関を計算し、これらを比較する。ここでもし、B 結合強度領域が A 結合強度より大きく下がればノイズの影響を受けやすいと評価できる。

$$\begin{cases} \tau \frac{dx_i}{dt} = -y_i - \mu x_i^2 (x_i - \frac{3}{2}) + I_i + J_i + +\epsilon_i \\ \tau \frac{dy_i}{dt} = -y_i + \mu x_i^2 \end{cases}$$
(6.1)

$$J_{i} = g_{GJ} \sum_{nb_{i}} (x_{nb_{i}} - 2x_{i}) \quad (nb_{i} \in coupled \ neigbor \ cells)$$

$$= \begin{cases} g_{GJ}(x_{i+1} + x_{N} - 2x_{i}) \ (i = 1) \\ g_{GJ}(x_{i+1} + x_{i-1} - 2x_{i}) \ (i = 2, \dots, N - 1) \\ g_{Gj}(x_{i-1} + x_{1} - 2x_{i}) \ (i = N) \end{cases}$$
(6.2)

 $\epsilon_i = Intensity \times \sqrt{t} \times M_i(0, 1) \tag{6.3}$



図 6.1: 個々のニューロンのノイズを考慮した場合の入力と出力の平均発火率の相関の関係



図 6.2: A 結合強度領域におけるノイズ強度と入力と出力の平均発火率の相関の関係。横軸に Intensity、縦軸に入力と出力の平均発火率の相関をとった。

6.2 シュミレーションの結果

表 6.1 のパラメータによるノイズ強度 0 での場合の入力と出力の平均発火率の相関とノ イズ強度 0.02 での場合の入力と出力の平均発火率の相関の結果を、図 6.3 に示す。これら のシュミレーションは初期値に依存しないように 5 回計算した平均を算出している。

初期値 シュミレーション時間 ニューロン数 μ 一様乱数 30 1.6540[s]周波数 平均発火率の窓幅 入力 閾値 正弦波 0.05[Hz]0.6 1[s]

表 6.1: シュミレーションパラメータ



図 6.3: Intensity=0と Intensity=0.02 での入力と出力の平均発火率の相関

6.3 シュミレーションの考察

A,B結合強度領域でのロバスト性について考察する。

図 6.3 のノイズ強度 0 とノイズ強度 0.02 の場合の比較をすると、A 結合強度領域での入 力と出力の平均発火率の相関がほとんど変わらないのに対して、B 結合強度領域は入力と 出力の平均発火率の相関が低くくなっている。これは、A,B 結合強度領域に同じ強度のノ イズを加えた場合、B 結合強度領域では A 結合強度領域よりもノイズの影響を受けやす いことを示している。このことから、A 結合強度領域が B 結合強度領域よりもロバスト 性が高くノイズに対して強いと考えられる。

この、B結合強度領域がA結合強度領域よりノイズに弱い理由としてはB結合強度領域におけるニューロン同士の結合が考えられる。B結合強度領域はニューロン同士の結合が A 結合強度領域と比べれば強いため、他のニューロンからの影響を受け易いであろう ことが予想できる。これに対し、A 結合強度領域はB 結合強度領域と比べてニューロン 同士の結合が弱いため、はっきりとしたスパイクが見られることが特徴である。これに より、ある程度はノイズの影響を受けずに入力信号を再現できるのではないかと考えられ る。下オリーブ核は誤差信号を伝搬する器官であることが想定されている。正しい誤差信 号を伝送するには、A 結合強度領域のようにロバスト性の高いことは下オリーブ核の誤差 信号伝搬において有効に働くことが考えられる。

以上、この章の結果をまとめると

● A 結合強度領域が B 結合強度領域よりもロバスト性が高くノイズに対して強い。

第7章 スパイクの発火タイミングの考察

この章では、下オリーブ核ニューロンのシュミレーションによるオリジナルデータと、このオリジナルデータを基にしたサロゲートデータを比較し、A領域の発火のタイミングについての検討を行う。

7.1 サロゲートによる検討方法

サロゲートデータとはシュミレーションによって得られたオリジナルスパイクデータ の時系列の一部を保存するように作った人工的なデータことである。まず、表7.1のパラ メータによりシュミレーションしたオリジナルデータ作成した。次に、このオリジナル データを元に、ネットワークによるレートコーディングにおいて、ニューロン同士は互い に独立で個々のニューロンの平均発火率が重要であるとした仮説を立てて、1秒間の平均 発火率をだいたい保存したレートコーディングサロゲートデータを40組と0.5秒間の平 均発火率をだいたい保存したレートコーディングサロゲートデータを40組用意する。

ここで、オリジナルデータとサロゲートデータを比較し仮説が棄却された場合、μ-ニュー ロンモデルでシュミレーションしたA結合強度領域の誤差情報伝搬効果の高さは、個々の ニューロンの発火の相互関係が重要であると考えることができる。

初期値	ニューロン数	μ
一様乱数	30	1.65
入力	周波数	シュミレーション時間
正弦波	0.05[Hz]	40[s]

表 7.1: オリジナルデータのパラメータ

7.2 シュミレーションの結果

1秒間の平均発火率をだいたい保存したサロゲートデータの統計量を表7.2に、0.5秒 間の平均発火率をだいたい保存したサロゲートデータの統計量を表7.3に示す。この表の 窓幅とは一定窓幅間隔ごとの出力の平均発火率を計算する際の間隔のことである。また、 1秒間の平均発火率をだいたい保存したサロゲートデータによる出力の平均発火率の窓 幅を2秒としたヒストグラムを図7.1に、出力の平均発火率の窓幅を1秒としたヒストグ ラムを図7.2に、出力の平均発火率の窓幅を0.5秒としたヒストグラムを図7.3に、出力 の平均発火率の窓幅を0.1秒としたヒストグラムを図7.4に、0.5秒間の平均発火率をだい たい保存したサロゲートデータによる出力の平均発火率の窓幅を2秒としたヒストグラム を図7.5に、出力の平均発火率の窓幅を1秒としたヒストグラムを図7.6に、出力の平均 発火率の窓幅を0.5秒としたヒストグラムを図7.7に、出力の平均発火率の窓幅を0.1秒 としたヒストグラムを図7.8に示す。オリジナルデータの入力と出力の平均発火率の相関 は、これらのヒストグラムにある矢印の先に相当する。

表 7.2:1秒間の発火率を保存したサロゲートの統計量

	窓幅2.0秒	窓幅1.0秒	窓幅0.5秒	窓幅0.1秒
平均	0.935783	0.929662	0.835640	0.349735
分散	0.000064	0.000092	0.000148	0.000251
標準偏差	0.007512	0.009595	0.012190	0.015852
オリジナル	0.949896	0.964298	0.899096	0.483012

表 7.3: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲートの統計量

	窓幅2.0秒	窓幅1.0秒	窓幅0.5秒	窓幅 0.1 秒
平均	0.935890	0.930875	0.853114	0.337554
分散	0.000099	0.000082	0.000241	0.000205
標準偏差	0.009985	0.009080	0.015529	0.014349
オリジナル	0.949896	0.964298	0.899096	0.483012



図 7.1:1秒間の発火率を保存したサロゲート 図 7.2:1秒間の発火率を保存したサロゲート (出力の平均発火率の窓幅2秒) (出力の平均発火率の窓幅1秒)



図 7.3:1秒間の発火率を保存したサロゲート 図 7.4:1秒間の発火率を保存したサロゲート (出力の平均発火率の窓幅 0.5 秒) (出力の平均発火率の窓幅 0.1 秒)



図 7.5: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲー 図 7.6: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲー ト(出力の平均発火率の窓幅2秒) ト(出力の平均発火率の窓幅1秒)



図 7.7: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲー 図 7.8: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲー ト (出力の平均発火率の窓幅 0.5 秒) ト (出力の平均発火率の窓幅 0.1 秒)

7.3 シュミレーションの考察

まず、1秒間の発火率をだいたい保存したサロゲートデータのヒストグラムである図 7.1、図7.2、図7.3、図7.4、から考察する。

1秒間の発火率をだいたい保存したサロゲートデータのヒストグラムを見ると、窓幅が 広ければオリジナルデータがサロゲートデータの分布内に入るが、窓幅を細かくするほど オリジナルデータがサロゲートデータの分布から離れて、入力と出力の平均発火率の相関 が大きな値になっていることがわかる。

また、0.5秒間の発火率をだいたい保存したサロゲートデータのヒストグラムである図 7.5、図7.6、図7.7、図7.8、からも同様に、オリジナルデータの入力と出力の平均発火率 の相関が窓幅を細かくするほどサロゲートデータの分布から離れていくことがわかる。

これらの結果、平均発火率を計算する際の窓幅を2.0秒と大きくとると窓幅を2.0秒と 大きくとると仮説を棄却できないが、それ以外の窓幅では仮説が棄却されたためA結合 強度領域の入力と出力の平均発火率の相間の高さには、ニューロン同士の相互関係が重要 であるとなった。

これは、A 結合強度領域がニューロン同士の結合が弱く準周期的に発火しているが、この弱い結合が、A 結合強度領域の誤差情報伝搬効果に何らかの影響を与えていることを示唆している。

以上、この章の結果をまとめると

 ● A 結合強度領域の入力と出力の平均発火率の相間の高さには、スパイクのタイミン グが関わっていることが推察できる。

第8章 まとめ

本研究では、下オリーブ核の発火頻度に合うように調整したµニューロンモデルによって、Schweighofer らの関連研究による仮説を検討した。 これにより、

- ニューロン同士が非同期的に発火する結合強度領域が誤差情報伝播には重要である。
- 非同期的発火の評価とB結合強度領域からSvhweighoferらの仮説を明らかにした。
- Schweighofer らの関連研究とは違う A 結合強度領域が見られた。

本研究はこのA結合強度領域とB結合強度領域の特徴を比較検討しながら以下の3つ を行った。

閾値の変更による影響の検討から

● 閾値を変更してもA結合強度領域は高い誤差情報伝搬効果がみられた。

個々のニューロンの発火特性非一様にした場合の検討から

- 個々のニューロンが非一様な場合でも A,B 結合強度領域が確認できた。
- 個々のニューロンが非一様な場合でもB結合強度領域は広い。

ロバスト性の検討から

A 結合強度領域は B 結合強度領域に比べてロバスト性が高い。

A結合強度領域のタイミングの検討から

● A 結合強度領域は発火のタイミングが重要である。

以上のことがわかった。

今回の結果から、ニューロンが非一様な場合や閾値を変更してもA結合強度領域の高 い誤差情報伝搬効果を確認することができた。さらに、A結合強度領域はロバスト性が高 く誤差情報伝搬に有効であると考えられることからA結合強度領域の有効性を示せた。

最後に、筆者は本稿でA,B結合強度領域のどちらが優れているかを比べられたわけで はないと考えている。たとえば、Bの広い結合強度領域は生理的なニューロンを考える上 で有効な性質であると考えられるし、A 結合強度領域が下オリーブ核の結合として現実的 にあり得る結合強度なのかどうかを議論する必要があるとも考えている。しかし、本稿で の結果が A 結合強度領域の有効性やおもしろさを示せたため A 結合強度領域について議 論する価値があると思っている。

今後の課題としては、A 結合強度領域がμ-モデルだから起きる結果なのかどうか検討 する必要がある。また、入力にノイズを考慮するなどA 結合強度領域についての検証を 推し進めるほか、小脳のモデルに組み込んでA,B 結合強度領域で小脳学習にどんな影響 があるか比較していく必要がある。

謝辞

本研究を行うに当たり、多大なるご指導、ご鞭撻をいただきました北陸先端科学技術大 学院大学 徳田功 准教授に深く感謝いたします。

研究に関するアドバイスなどに幅広くご指導、ご支援いただきました北陸先端科学技術 大学院大学 党建武 教授に深く感謝いたします。

南カリフォルニア大学 Nicolas Schweighofer さんには自身研究についてご教授いただき ました、深く感謝申し上げます。

本研究を進める課程において有益な助言をいただきました東京大学 合原一幸 教授、深 く感謝いたします。

サロゲートデータを作成していただきました東京大学 平田祥人 さんに深く感謝いたします。

最後に、本研究に対する議論とアドバイス、そして暖かく見守って頂いたすべてのみな さまに深く感謝いたします。

参考文献

- M. Kawato, K. Furukawa, R. Suzuki, "A Hierarchical Neural-Network Model for Control and Learning of Voluntary Movement", Biol Cybern, 1987
- [2] N. Schweighofer, k. Doya, M. Kawato, "Electrophysiological properties of inferior olive neurons: A compartmental model", Journal of Neurophysiology, Vol.82, pp. 804-817, 1999
- [3] N. Schweighofer, k. Doya, H, Fukai, J. Vianney, T. Furukawa, M. Kawato, "Chaos may enhance information transmission in the inferior olive", The National Academy of Sciences of the USA, vol.101 no.13, pp.4655-4660, 2004
- [4] E. J Lang , I. Sugihara, R. Llinas, "GABAergic Modulation of Complex Spike Activity by the Cerebellar Nucleoolivary Pathway in Rat", J. Neurophysiol, 76: 255-275, 1996
- [5] 武田常広, "脳工学", コロナ社, 2003.
- [6] I. Tsuda, H. Fujii, S. Tadokoro, T. Yasuoka, Y. Yamaguti, "Chaotic Itinerancy as a Mechanism of Irregular Changes Between Synchronization and Desynchronization in a Neural Network", WSPC/INSTRUCTION FILE TF.JIN, May, 31, 2004
- [7] H. Fujii, I. Tuda, "Itinerant dynamics of class I* neurons coupled by gap junctions", to appear in lecture notes in computer science, springer-verlag, 2004
- [8] 河合 良訓, 原島広至,"脳単-語源から覚える解剖学英単語集-",株式会社エヌディー エス, 2005.
- [9] N, Matuda, K. Aihara, "Briding rate coding and Temporal spike coding by effect of noise", Physical Review Letters, volume 88, Number 24, 17 June, 2002
- [10] N, Matuda, K. Aihara, "Duality of rate coding and temporal coding in Multilayered feedforward networks", Neural computation, 15, 103-125, (2003)
- [11] 河合 良訓, 原島広至, "脳単-語源から覚える解剖学英単語集-",株式会社エヌディー エス, 2005.