

# Summing networkのユニット間結合が 微弱信号検出能力に与える影響

鈴木 大助

東京理科大学工学部

確率共鳴は、微弱な周期信号入力に対する非線型システムの応答が、ランダムノイズの存在下で最適化される現象である。感覚系が微弱信号検出に確率共鳴を利用している可能性は以前から指摘されていた。しかし、確率共鳴を有効に利用するためにはノイズ強度の調節が必要で、これをどのように行うのかが問題であった。本研究では、二層のHodgkin-Huxley neural networkにおいてギャップ結合がもたらす影響を調べた。ノイズ強度を調節しなくても入力層のギャップ結合強度を調節することで、系の微弱信号検出能力を増強できる可能性がある事が計算機実験を通じてわかった。

## Effect of coupling in a summing network on the ability to detect weak signals

Daisuke SUZUKI

Faculty of Engineering, Tokyo University of Science

Stochastic resonance (SR) is a phenomenon where random noise optimizes a nonlinear system's response to a weak periodic input signal. It has been argued that biological sensory systems utilize SR for detecting weak signals, but controlling the intensity of the noise is necessary for SR to be effective, which has been thought to be a limitation for sensory systems to utilize SR. In this report, we study the effect of gap junction coupling on SR in a two-layer Hodgkin-Huxley neural network. We numerically demonstrate that controlling the gap junction strength in the input layer enhances the ability of the system to detect a weak periodic signal without controlling the intensity of the noise.

### 1 Introduction

確率共鳴は、微弱な周期信号入力に対する非線型システムの応答が、適度な大きさのノイズの存在下で最適化される現象である。神経細胞も、この確率共鳴現象を利用して微弱信号検出を行っている可能性が指摘されている<sup>1-4)</sup>。しかし、システムの最適な応答のためには入力信号の性質に応じてノイズの大きさを調節する必要があり、仮に神経細胞が確率共鳴を利用しているならば、どのようにノイズの大きさを調節しているのかという点が問題であった。Collins et al.<sup>5)</sup> は、十分な数のFitzHugh-Nagumo (FHN) ニューロンから構成されるsumming networkシステムにおいては、入力信号の性質に応じてノイズの大きさを調節すること無く、微弱信号検出能力を高める事ができる事を計算機実験により示した。

ところで、神経細胞回路網におけるユニット間

結合の重要性は論を待たないが、Collinsらはsumming networkモデルにおいては、この点について触れていない。Collinsらのモデルでは、入力層の各ユニットはFHNニューロンモデルで与えられているが、各入力ユニットの発火率が出力層であるsumming centerで単純に足し算されているに過ぎず、入力層から出力層への結合については考慮されていない。例えば、視覚系は、入力層である光受容細胞が光を電気信号に変換し、その信号は化学シナプスによって結合されている水平細胞、双極細胞、神経節細胞などへ伝達されている。こうした事から、感覚神経系における確率共鳴の可能性を模索するのであれば、シナプス結合で結合された層状の神経細胞回路網をその対象とする必要がある<sup>6)</sup>。また、シナプス結合以外にも光受容細胞層<sup>7)</sup>、水平細胞層<sup>8)</sup>、双極細胞層<sup>9)</sup>、神経節細胞層<sup>10)</sup>の各層においてギャップ結合と呼ばれる電

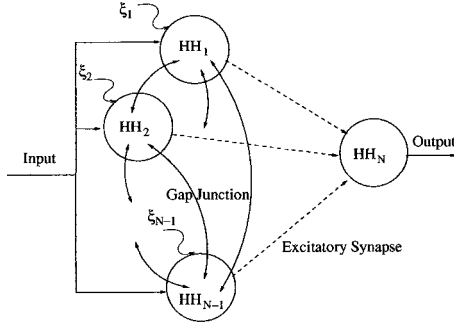


Fig. 1 単純化された感覚神経系モデル. 複数のHH神経細胞からなる入力層は、ユニット間がギャップ結合で均等に結合している. 信号電流  $I_{i,input}(t)$  は全ての入力ユニットに入力するが、それに加えて各ユニットには相互に独立なノイズ  $\xi_i(t)$  ( $i = 1, \dots, N-1$ ) が入っている. 全ての入力ユニットは出力層のユニットへ興奮性のシナプス結合で結合している.

気的な結合が存在している. そこで我々は、感覚神経系の単純なモデルとして、入力層にギャップ結合、入力層から出力層へは興奮性シナプス結合を入れた二層のHodgkin-Huxley (HH) neural networkモデルを作り、ギャップ結合が感覚神経系の確率共鳴にどのような影響を及ぼすかについて計算機実験によって調べた.

## 2 Model

対象とする系はHHニューロンモデルを用いて以下のように表される.

$$C_m \frac{dV_i}{dt} = -G_{Na} m_i^3 h_i (V_i - E_{Na}) - G_K n_i^4 (V_i - E_K) - G_l (V_i - E_l) - I_{i,syn}(t) - I_{i,gap}(t) + I_{i,input}(t) + \xi_i(t) \quad (i = 1, \dots, N). \quad (1)$$

ここで、 $V_i$  は  $i$  番目のニューロンの、静止電位を基準とした相対的な膜電位、 $C_m$  は膜キャパシタンスである. また、 $G_{Na}$ 、 $G_K$ 、および  $G_l$  は、それぞれ、Na電流、K電流、およびリーク電流に対する最大コンダクタンスであり、 $E_{Na}$ 、 $E_K$ 、および  $E_l$  は各々対応する平衡電位である.  $i$  番目のニュー

ロンの各イオン電流のゲート変数  $x_i (= m_i, h_i, n_i)$  は、次の一次反応速度式に従う事とする.

$$\frac{dx_i}{dt} = \alpha_x(V_i)(1 - x_i) - \beta_x(V_i)x_i \quad (x_i = m_i, h_i, n_i; i = 1, \dots, N). \quad (2)$$

本研究では、各パラメータは  $C_m = 1.0 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ 、 $G_{Na} = 120.0 \text{mS}/\text{cm}^2$ 、 $E_{Na} = 115.0 \text{mV}$ 、 $G_K = 36.0 \text{mS}/\text{cm}^2$ 、 $E_K = -12.0 \text{mV}$ 、 $G_l = 0.3 \text{mS}/\text{cm}^2$ 、 $E_l = 10.6 \text{mV}$  とし、また、 $\alpha_m(V) = (25.0 - V)/(10.0(\exp[(25.0 - V)/10.0] - 1.0))$ 、 $\beta_m(V) = 4.0 \exp(-V/18.0)$ 、 $\alpha_h(V) = 0.07 \exp(-V/20.0)$ 、 $\beta_h(V) = 1.0/(\exp[(30.0 - V)/10.0] + 1.0)$ 、 $\alpha_n(V) = (10.0 - V)/(100.0(\exp[(10.0 - V)/10.0] - 1.0))$ 、 $\beta_n(V) = 0.125 \exp(-V/80.0)$  とした.

本研究における神経細胞回路網の構造は、図1のような、感覚神経系を単純化した二層構造とした.  $i = 1, \dots, N-1$  を入力層、 $i = N$  を出力層とし、入力層のユニット同士はすべてギャップ結合で均等に結合され、入力層の全てのユニットが出力層のユニットへ興奮性シナプス結合しているものとする. この構造は、シナプス電流とギャップ電流を以下のように定義することで与えられる.

$i$  番目のニューロンへの他のニューロンからのシナプス電流  $I_{i,syn}(t)$  ( $i = 1, \dots, N$ ) は

$$I_{i,syn}(t) = \begin{cases} 0 & (i \neq N) \\ G_{i,syn}(t)(V_i - V_{syn}) & (i = N) \end{cases} \quad (3)$$

で与えられる. ここで反転電位  $V_{syn}$  は  $55.0 \text{mV}$  とした (興奮性シナプス). シナプスコンダクタンス  $G_{i,syn}(t)$  ( $i = N$ ) は alpha function<sup>11)</sup> を用いて次のように与えられる. すなわち、

$$G_{N,syn}(t) = \frac{1}{N-1} \sum_{j,f}^{N-1} \frac{G_{syn}}{\tau^2} (t - t_j^f) \exp\left(-\frac{t - t_j^f}{\tau}\right) \quad (4)$$

であり、ここで  $t_j^f < t$  は  $j$  番目のニューロンの  $f$  番目の発火を表している.  $G_{syn}$  と  $\tau$  は各々、シナプス結合強度とシナプス時定数を表し、本稿の中では以降特に断らない限り各々  $1.0 \text{mS}/\text{cm}^2 \cdot \text{msec}$  と  $3.0 \text{msec}$  とする.  $i$  番目のニューロンへの他のニュー

ロンからのギャップ電流  $I_{i,gap}(t)$  ( $i = 1, \dots, N$ ) は

$$I_{i,gap}(t) = \begin{cases} \sum_{j \neq i}^{N-1} G_{gap}(V_i - V_j) & (i \neq N) \\ 0 & (i = N) \end{cases} \quad (5)$$

で与えられる。ここで  $G_{gap}$  はギャップ結合強度である。

$i$  番目のニューロンへの入力電流  $I_{i,input}(t)$  ( $i = 1, \dots, N$ ) は

$$I_{i,input}(t) = \begin{cases} A \sin(2\pi f_0 t) & (i \neq N) \\ 0 & (i = N) \end{cases} \quad (6)$$

とし、本稿の中では以降特に断らない限り  $A = 3.0 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ,  $f_0 = 20.0 \text{ Hz}$  とする。後にも述べるが、この電流のみが入力されても神経細胞は一切発火しない。

$i$  番目のニューロンに対するノイズ  $\xi_i(t)$  は、 $i = 1, \dots, N-1$  については

$$\begin{cases} \langle \xi_i(t) \rangle = 0 \\ \langle \xi_i(s)\xi_j(t) \rangle = 2D\delta_{ij}\delta(s-t) \end{cases} \quad (7)$$

を満たす白色ガウスノイズとし、 $i = N$  については  $\forall t, \xi_N(t) = 0$  とした。ここで  $\delta(t)$  はディラックのデルタ関数、 $\delta_{ij}$  はクロネッカーデルタである。

### 3 単一神経細胞の確率共鳴

まず、神経細胞単体でも確率共鳴現象が見られる事を確認する。対象とする系は以下のように表される。

$$\begin{aligned} C_m \frac{dV}{dt} = & -G_{Na}m^3h(V - E_{Na}) \\ & -G_Kn^4(V - E_K) - G_l(V - E_l) \\ & + I_{input}(t) + \xi(t). \end{aligned} \quad (8)$$

これは、単体のため一切の結合は無く、出力ユニットに直接入力電流とノイズが入っている状況である。

ここで、入力電流  $I_{input}(t) = A \sin(2\pi f_0 t)$  は、 $A = 3.0 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ , 周波数  $f_0 = 20.0 \text{ Hz}$  (周期  $50 \text{ msec}$ ) とし、ノイズ  $\xi(t)$  は  $\langle \xi(s)\xi(t) \rangle = 2D\delta(s-t)$ ,  $\langle \xi(t) \rangle = 0$  を満たす白色ガウスノイズとした。(a)  $D = 0.0$ , (b)  $1.0$ , (c)  $10.0$  の各場合について、膜電位が  $70 \text{ mV}$  を越えた時点を発火時刻と見なして発火時間間隔を計測した。図2は発火時間間隔  $3.0 \text{ msec}$  から  $250.0 \text{ msec}$  を  $1.0 \text{ msec}$  幅の bin に分割し、相対度数をプロットしたヒストグラム (InterSpike Interval histogram, 以下 ISIH)

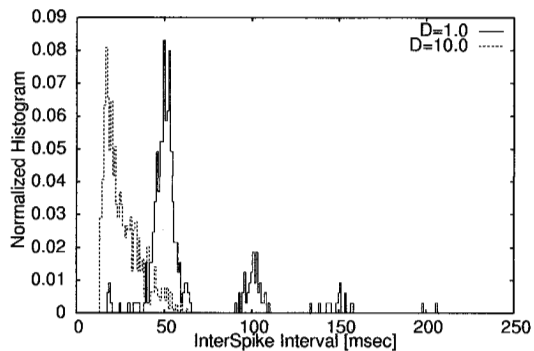


Fig. 2 様々なノイズ強度に対する単一神経細胞の発火時間間隔についてのヒストグラム (InterSpike Interval histogram, 以下 ISIH).  $A = 3.0 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ,  $f_0 = 20.0 \text{ Hz}$  (周期  $50 \text{ msec}$ ) とした。ノイズ強度  $D = 0, 1.0$  (実線),  $10.0$  (点線) の各場合について ISIH を求めた。  $D = 0.0$ , すなわち、ノイズが存在しない場合には一切発火が起こらないため、ヒストグラムには表れていない。

である。なお、観測時間  $20,000 \text{ msec}$  (時間刻み  $\Delta t = 0.01$  で  $2,000,000$  ステップ) において各場合での総発火回数は (a) 0 回, (b) 344 回, (c) 792 回であった。  $D = 0.0$ , すなわち、ノイズが存在しない場合には一切発火が起こらない。これは信号が微弱なため、ノイズが無くては検出できない状況に相当する。図2を見ると、 $D = 1.0$  の時は入力信号周期に対応する  $50 \text{ msec}$  にピークが生じている。また  $D = 10.0$  の時は入力周期よりも短い約  $20 \text{ msec}$  にピークが生じている。これはノイズが強すぎるため、適切な時間間隔で発火できていない事を表している。このように入力信号周期に対応する時間間隔で発火する状況を獲得するためには、適度な大きさのノイズが必要であることがわかる。

## 4 層状ネットワークにおける確率共鳴

### 4.1 入力層のユニット数の影響

次に層状ネットワークにおいて、ユニット数を変化させた時の系の応答の変化を見る。ここでは、入力層ユニット間のギャップ結合は与えず、入力層から出力層への興奮性シナプス結合だけを考える。系は式(1)-(7)で与えられ、 $G_{gap} = 0 \text{ mS}/\text{cm}^2$  とする。ユニット数  $N$  を  $1$  (単体),  $10$ ,  $100$  と変えた

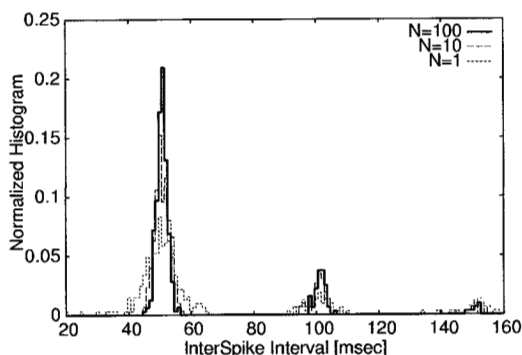


Fig. 3 入力層のユニット数を変化させた時の出力ユニットの ISIH.  $A = 3.0 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ,  $f_0 = 20.0 \text{ Hz}$ ,  $D = 1.0$  とした. ユニット数  $N$  は各々 1 (単体, 点線), 10 (破線), 100 (太実線) である. ユニット数が増えるほど入力電流の周期に対応する 50 msec のピークが鋭く高くなっていくのがわかる.

時の出力ユニットの ISIH が図 3 である. ユニット数が増えるほど入力電流の周期に対応する 50 msec のピークが鋭く高くなっていくのがわかる. これは Collins et al.<sup>5)</sup> の結果に合致するものである. つまり, ノイズの強度が調節できなくても, 入力層のユニット数が十分大きくなれば, 出力ユニットの発火が入力信号の周期に同期しやすくなる.

#### 4.2 入力ユニット間のギャップ結合の影響

次に入力ユニット間のギャップ結合強度を変化させた時の系の応答の変化を見る. 図 4 は入力ユニット間のギャップ結合強度をそれぞれ  $G_{gap} = 0.0, 0.1, 1.0 \text{ mS}/\text{cm}^2$  にとった時の出力ユニットの ISIH である. ノイズ強度は  $D = 1.0$ , ユニット数は  $N = 10$  とした.  $G_{gap} = 0.1 \text{ mS}/\text{cm}^2$  の時に最も発火時間間隔が入力信号の周期である 50 msec に集中している. ノイズ強度が調節できず, 入力層のユニット数が十分に大きくなっても入力ユニット間のギャップ結合強度を調節することで, 出力ユニットの発火が入力信号の周期に同期しやすくなる事を示している.

### 5 まとめ

本研究では, 感覚神経系の単純なモデルとして, 入力層にギャップ結合, 入力層から出力層へは興奮

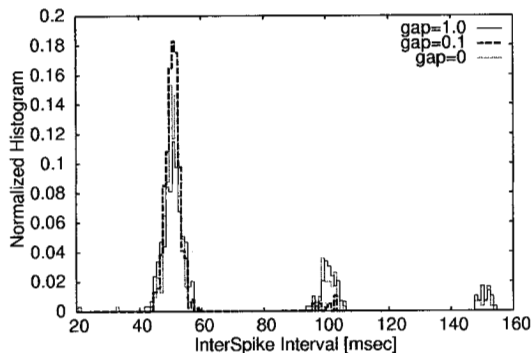


Fig. 4 ギャップ結合強度を変化させた時の出力ユニットの ISIH.  $A = 3.0 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ ,  $f_0 = 20.0 \text{ Hz}$ ,  $D = 1.0$ , ユニット数  $N = 10$  とした. 入力層のギャップ結合強度  $G_{gap}$  を各々 0 (点線), 0.1 (太破線),  $1.0 \text{ mS}/\text{cm}^2$  (実線) とした.  $G_{gap} = 0.1 \text{ mS}/\text{cm}^2$  の時にもっとも発火時間間隔が入力電流の周期である 50 msec に集中している.

性シナプス結合を入れた二層の Hodgkin-Huxley neural network において, 入力ユニット間のギャップ結合が感覚神経系の確率共鳴にどのような影響を及ぼすかについて計算機実験によって調べた. 本研究のモデルにおいては, ノイズ強度一定で, 入力層のユニット数が十分に大きくなっても入力ユニット間のギャップ結合強度を調節することで, 出力ユニットの発火が入力信号の周期に同期しやすくなるという結果をみた.

感覚神経細胞が微弱な信号検出に確率共鳴を利用している可能性は以前から指摘されていた. しかし, 確率共鳴を最適化するためにはノイズ強度の調節が必要で, これをどのように行うのが問題であった. 今回の結果は, ノイズ強度を調節しなくても, 入力ユニット間のギャップ結合強度を調節することで, 系の応答を最適化できる可能性がある事を示している. 外部環境に依存するノイズ強度の調節は困難だが, ネットワークを構成するユニット間の結合強度は調節できると考えられる. 結局ギャップ結合強度を調節することで最適な確率共鳴を実現している可能性があるといえる.

## 参考文献

- 1) J. K. Douglass et al. NATURE **365**, 337 (1993).
- 2) A. Longtin, J. Stat. Phys. **70**, 309 (1993).
- 3) Phys. Rev. Lett. **67**, 656 (1991).
- 4) D. R. Chialvo and A. V. Apkarian, J. Stat. Phys. **70**, 375 (1993).
- 5) J. J. Collins and et al. **376**, 236 (1995).
- 6) J. Liu, Z. Lou, and G. Li, Lecture Notes in Computer Science, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 411 (2005).
- 7) E. Raviola and N. B. Gilula, Proc. Nat. Acad. Sci. USA **70**, 1677 (1973).
- 8) 石井宏幸他, 電子情報通信学会技術報告, NC93-106 (1994-03).
- 9) 山本宏, 海野修, 電子情報通信学会技術報告, MBE97-157 (1998-03).
- 10) S. Hidaka, Y. Akahori, and Y. Kurosawa, J. Neurosci. **46**, 10553 (2004).
- 11) W. Rall, J. Neurophysiol. **30**, 1138 (1967).