

# 抑制性ニューロンからなる疎結合ネットワーク に対する位相解析

鈴木 大 助<sup>†1</sup>

本研究では、ネットワーク構造と神経細胞同期発火の関係について明らかにすべく、抑制性シナプスで相互に結合された、2体の Hodgkin-Huxley ニューロン、100体からなる完全結合ネットワーク、および100体からなるスケールフリーネットワークについてシミュレーションを行った。2体の場合および完全結合ネットワークにおいては同相発火は安定となったが、スケールフリーネットワークにおいては同相発火が崩壊する現象が見られた。Hodgkin-Huxley モデルから位相縮約によって求めた位相振動子モデルにおいても、同様の結果が得られた。位相解析を行ったところ、相互作用関数  $\Gamma(\phi)$  について  $\Gamma(0) \neq 0$  であっても2体および完全結合ネットワークの場合には同相発火が安定しうるのに対し、スケールフリーネットワークにおいては同相発火が崩壊する事が示唆された。

## Phase Analysis of Sparse Network of Inhibitory Neurons

DAISUKE SUZUKI<sup>†1</sup>

In this study, we aim to clarify the relation between network topology and synchronous firing of neurons. We treat three types of network of Hodgkin-Huxley neurons, that is, a pair of neurons, a fully-connected network, and a scale-free network, where any pair which has a link is coupled each other via inhibitory synapse. We observed a result that a one-cluster state stably appears in a pair of neurons and in a fully-connected network but disappears in a scale-free network. The same result is observed in networks of phase oscillators derived from the Hodgkin-Huxley neuron with the phase reduction method. Phase analysis demonstrated that the condition that the interaction function  $\Gamma(0) \neq 0$  brings about the result.

## 1. はじめに

神経細胞の同期発火は脳の情報処理にとって極めて重要である。これまでの研究から、神経細胞発火の同期に対して、抑制性シナプス結合が重要な役割を果たしている可能性が指摘されている<sup>1)</sup>。また、神経細胞回路の詳細な構造についてはその全容は明らかとはなっていないが、抑制性ハブ細胞の存在が報告されている<sup>2)</sup>。本研究は抑制性シナプスで相互に結合された、2体の Hodgkin-Huxley ニューロン（以下 HH ニューロン）からなるネットワーク、100体からなる完全結合ネットワーク、Barabasi-Albert アルゴリズム<sup>3)</sup>（以下 BA アルゴリズム）によって生成された100体からなるスケールフリーネットワークについて、ネットワーク構造が神経細胞発火の同期に与える影響を明らかにする事を目的とする。

## 2. Hodgkin-Huxley ニューロンネットワーク

### 2.1 モデル

対象とする系は以下の微分方程式で表される。

$$C_m \frac{dV_i}{dt} = -G_{Na} m_i^3 h_i (V_i - E_{Na}) - G_K n_i^4 (V_i - E_K) - G_L (V_i - E_L) - I_i^I(t) + I_{i,stim}(t) \quad (i = 1, \dots, N). \quad (1)$$

ここで、 $N$  はネットワークを構成するニューロンの総数であり、特に断らない限り  $N = 100$  とする。 $V_i$  はニューロン  $i$  の静止電位を基準とした相対的な電位、 $C_m$  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  $E_L$  はそれぞれ対応する平衡電位である。ニューロン  $i$  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。

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

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、 $\alpha_m(V) = (25.0 - V)/(10.0(\exp[(25.0 - V)/10.0] - 1.0))$ 、 $\beta_m(V) = 4.0 \exp(-V/18.0)$ 、

<sup>†1</sup> 東京工科大学  
Tokyo University of Technology

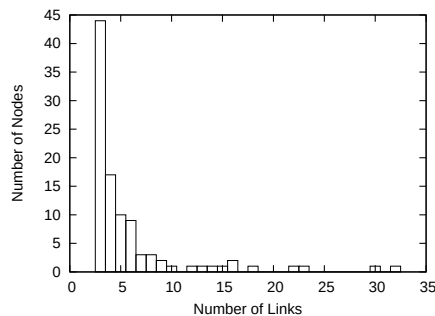


図1 BA アルゴリズムで生成したネットワークの度数分布.

Fig. 1 Degree Distribution of a network generated with BA algorithm.

$\alpha_h(V) = 0.07 \exp(-V/20.0)$ ,  $\beta_h(V) = 1.0/(\exp[(30.0 - V)/10.0] + 1.0)$ ,  $\alpha_n(V) = (10.0 - V)/(100.0(\exp[(10.0 - V)/10.0] - 1.0))$ ,  $\beta_n(V) = 0.125 \exp(-V/80.0)$  とした<sup>4)</sup>.

$I_i^I(t)$  は、ニューロン  $i$  に対する抑制性シナプス電流を表しており、

$$I_i^I(t) = G_i^I(t)(V_i - V^I) \quad (3)$$

である。反転電位は  $V^I = -12.0 \text{ mV}$  とした。また、ポストシナプスゲート変数  $G_i^I(t)$  は alpha function<sup>5)</sup> で与えられるとする。すなわち、

$$G_i^I(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N w_{ij} \sum_{f, t_j^f < t} a(t - t_j^f) \quad (4)$$

であり、ここで  $a(t) = \frac{t}{\tau_I} e^{1 - \frac{t}{\tau_I}}$ ,  $t_j^f (< t)$  はニューロン  $j$  の  $f$  番目の発火、 $\tau_I$  は時定数で  $3.0 \text{ msec}$  とした。 $w_{ij}$  はニューロン  $j$  からニューロン  $i$  へのシナプス結合の有無を表し、結合が存在する時 1、存在しない時 0 となる。これをどのように与えるかによってネットワークの構造が表現できる。 $I_{i,stim}(t)$  はニューロン  $i$  への刺激電流である。本研究ではニューロン単体でも周期発火するように、 $I_{i,stim}(t) = 20.0 \mu\text{A}/\text{cm}^2$  とした。

完全結合ネットワークは、任意のペアについて相互に結合を持つものとする。すなわち、 $i \neq j$  に関して、 $w_{ji} = w_{ij} = 1$  とした。なお、自己結合 ( $i = j$ ) については 0 とする。特に 2 体の場合は  $N = 2, w_{12} = w_{21} = 1$  である。

スケールフリーネットワークの生成には BA アルゴリズムを用い、リンクが張られたペア ( $i, j$ ) について相互に結合を  $w_{ij} = w_{ji} = 1$  で与える。ここで  $k_i \equiv \sum_{j=1}^N w_{ij}$  をノード  $i$  の次数と呼ぶ。生成されたネットワークの度数分布を図 1 に示す。横軸に次数、縦軸にその次

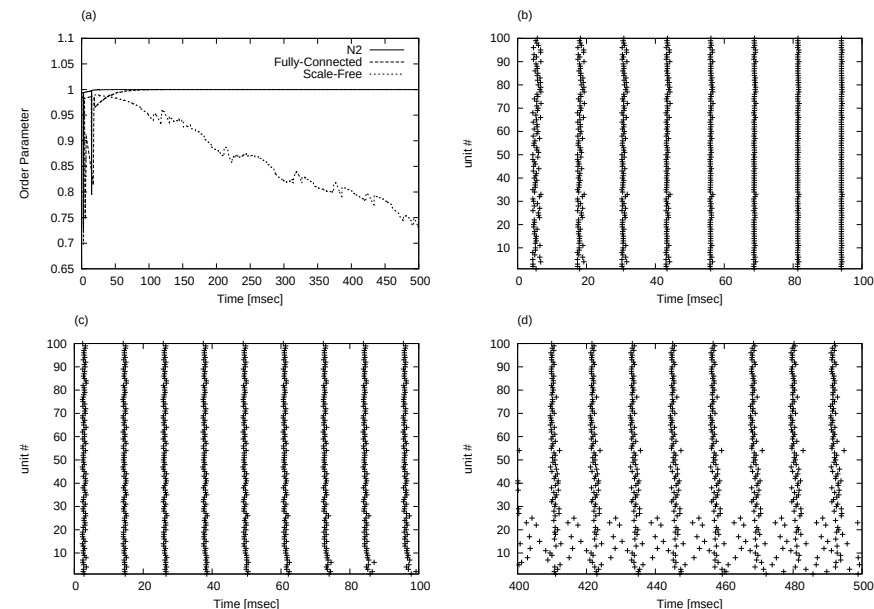


図2 HH ニューロンネットワークの場合 (a) 秩序パラメータ; N=2 (実線), 完全結合ネットワーク (破線), スケールフリーネットワーク (点線). (b) 完全結合ネットワークの場合のラスタグラム (c), (d) スケールフリーネットワークの場合.

Fig. 2 About networks of HH neurons. (a) Order parameters; N=2 (solid line), fully-connected network (broken line), and scale-free network (dotted line). (b) Rastergram in the case of fully-connected network (c), (d) the case of a scale-free network.

数を持つノード数である。次数の高いノード、すなわちハブが存在している事が確認できる。

## 2.2 シミュレーション結果

すべてのニューロンがほぼ同期している初期状態を与え、その推移を観察する。今回、式 (1), (2) で与えたニューロンは相互作用項  $-I_i^I(t)$  が無くても、刺激電流  $I_{i,stim}(t)$  の効果により単独で周期発火する。その周期を  $T$  とした時、ニューロン  $i$  の時刻  $t$  における位相は  $\theta_i(t) \equiv 2\pi \frac{t - t_i^{last}}{T}$  で定義できる。ここで  $t_i^{last}$  はニューロン  $i$  の最近の発火時刻であり、電位  $V_i$  が閾値  $V_{th} (= 70.0 \text{ mV})$  を越えた時を発火とみなす。初期位相については、まずノード 1 の初期位相を  $\theta_1 \in [0, 2\pi]$  で適当に決定し、 $\theta_i$  ( $i = 2, \dots, N$ ) は  $[-0.1\pi + \theta_1, 0.1\pi + \theta_1]$  の一様分布に従うようにした。

同期の安定性を見るために式 (5) で定義される秩序パラメータの推移を観測する.

$$Re^{i\Theta} \equiv \frac{1}{N} \sum_j^N e^{i\theta_j} \quad (5)$$

すべての振動子の位相がそろっていれば  $R = 1$  となり、一様にばらばらであれば  $R = 0$  となる.

図 2(a) は秩序パラメータの推移である. 実線が 2 体, 破線が完全結合ネットワーク, 点線がスケールフリーネットワークである. 2 体の場合は 50 msec までには既に秩序パラメータが 1 へと収束している. また完全結合ネットワークにおいても 100 msec までには秩序パラメータが 1 へと収束している. ところがスケールフリーネットワークの場合秩序パラメータが減少している. 図 2(b) は完全結合ネットワーク, (c),(d) はスケールフリーネットワークの場合のラスタグラムである. 横軸に時間 msec, 縦軸にニューロン番号  $i$  を取り, 発火時刻に打点してある. なお, 次数が大きいニューロンほど若い番号となるように並べてある. 完全結合ネットワークやベアの場合と異なり, スケールフリーネットワークの場合, 次数の高いノードから初期位相のずれが拡大してやがて 1 クラスタ状態が崩壊しているのがわかる. なぜ同じ相互作用であってもネットワーク構造が異なる事で 1 クラスタへ収束したり, 1 クラスタが崩壊するのだろうか. 問題を簡単にするために以下では位相縮約により HH ネットワークモデルを位相振動子ネットワークモデルへと帰着して議論する.

### 3. 位相縮約<sup>6)</sup>

$\mathbf{X}_i = (V_i, m_i, h_i, n_i)$  と置くと, 式 (1)-(4) は次のように記述できる.

$$\frac{d\mathbf{X}_i}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{X}_i) + \epsilon \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \mathbf{G}_{ij}(\mathbf{X}_i, \mathbf{X}_j) \quad (6)$$

ここで,

$$\begin{aligned} \mathbf{F}(\mathbf{X}_i) &= (-I_{Na}(V_i) - I_K(V_i) - I_L(V_i) + I_{i,stim}(t), 0, 0, 0) \\ \mathbf{G}_{ij}(\mathbf{X}_i, \mathbf{X}_j) &= (-w_{ij} \sum_f a(t - t_j^f)(V_i - V^f), 0, 0, 0) \end{aligned}$$

であり,  $\epsilon$  は相互作用が充分弱い事を表している.

今, 相互作用が無い単体のニューロン

$$\frac{d\mathbf{X}_i}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{X}_i) \quad (7)$$

に関して, このリミットサイクル解を  $\mathbf{X}_0(t)$  とし, リミットサイクル解とその近傍について位相  $\theta(t) = \theta(\mathbf{X}(t))$  を,  $\frac{d\theta}{dt} = \omega$ , つまり角速度が定数になるように定義する.

ニューロン  $i$  の位相を  $\theta_i = \theta(\mathbf{X}_i)$  と書くと,

$$\dot{\theta}_i = \omega + \epsilon \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \mathbf{Z}(\theta_i) \cdot \mathbf{G}_{ij}(\theta_i, \theta_j) \quad (8)$$

と表せる. ここで,  $\mathbf{Z}(\theta) = \nabla_{\mathbf{X}} \theta(\mathbf{X})|_{\mathbf{X}=\mathbf{X}_0(\theta)}$  は位相感受関数である.

$\phi_i = \theta_i - \omega t$  と置くと,

$$\dot{\phi}_i = \epsilon \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \mathbf{Z}(\phi_i + \omega t) \cdot \mathbf{G}_{ij}(\phi_i + \omega t, \phi_j + \omega t) \quad (9)$$

ここで右辺は  $\epsilon$  のオーダーであり,  $\phi_i$  の時間変化は緩やかであるから, 一周期での平均をとる.  $\phi = \phi_i - \phi_j$ ,  $\psi \equiv \phi_j + \omega t$  などと置いて, 適切に積分すると,

$$\dot{\phi}_i = \epsilon \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma_{ij}(\phi) \quad (10)$$

ただし,

$$\Gamma_{ij}(\phi) \equiv \int_0^{2\pi} \mathbf{Z}(\phi + \psi) \cdot \mathbf{G}_{ij}(\phi + \psi, \psi) d\psi \quad (11)$$

である. 結局,

$$\dot{\theta}_i = \omega + \epsilon \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma_{ij}(\theta_i - \theta_j) \quad (12)$$

となり, 元の支配方程式 (1)-(4) は  $N$  組の位相方程式に帰着できる. なお本研究において, 相互作用関数  $\Gamma_{ij}(\phi)$  の  $ij$  依存性は  $w_{ij}$  によるものであるため, 以下では  $\Gamma_{ij}(\theta_i - \theta_j) = w_{ij}\Gamma(\theta_i - \theta_j)$  と書く.

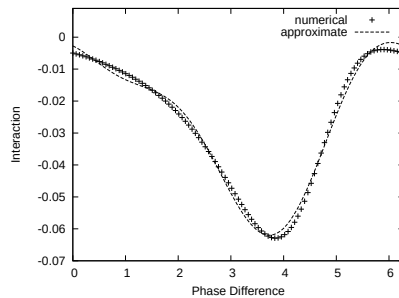


図 3 数値的に求めた相互作用関数とその近似関数

Fig.3 Interaction function numerically calculated and a corresponding approximate function

## 4. 位相振動子ネットワーク

### 4.1 モデル

$N$  体の位相振動子系は

$$\dot{\theta}_i = \omega + \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N w_{ij} \Gamma(\theta_i - \theta_j) \quad (i = 1, \dots, N) \quad (13)$$

と書かれる。角周波数  $\omega$  は本シミュレーションにおいては 0.5 とした。  $w_{ij}$  はノード  $j$  からノード  $i$  への結合の有無を表し、リンクが存在する場合に 1 とする。  $k_i \equiv \sum_{j=1}^N w_{ij}$  はノード  $i$  の次数である。

相互作用関数  $\Gamma(\phi)$  は元となる式 (1)-(4) から位相縮約により導出するが、解析的に解くのは難しいため数値計算で求め、続いて二次高調波までのフーリエ級数として最小二乗法を用いて式 (14) のように近似した。

$$\Gamma(\phi) = a_0 + a_1 \cos \phi + b_1 \sin \phi + a_2 \cos 2\phi + b_2 \sin 2\phi \quad (14)$$

ここで各係数は  $a_0 = -0.0274$ ,  $a_1 = 0.0251$ ,  $a_2 = -0.000497$ ,  $b_1 = 0.00980$ ,  $b_2 = -0.00878$  である。相互作用関数のグラフを図 3 に示す。

### 4.2 シミュレーション結果

2 体, 完全結合ネットワーク, スケールフリーネットワークのそれぞれについて, 式 (13),(14) に基づいてシミュレーションを行った結果を図 4 に示す。初期位相は, ほぼ 1 クラスタとなるように次のように決定した。まずノード 1 の初期位相を  $\theta_1 \in [0, 2\pi]$  で適当に決定し,

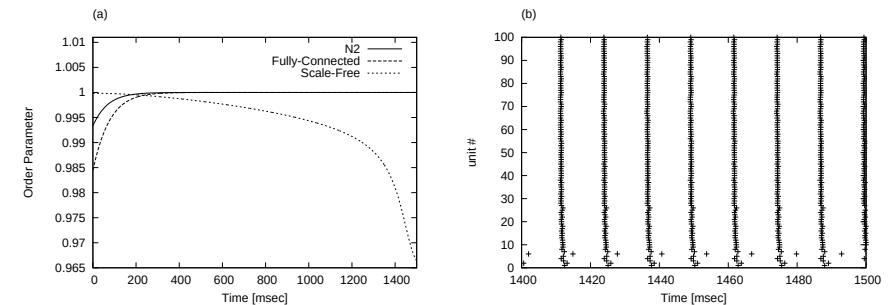


図 4 位相振動子ネットワークの場合。(a) 秩序パラメータ; 実線が 2 体の場合, 破線が完全結合ネットワーク, 点線がスケールフリーネットワークにそれぞれ対応する。(b) スケールフリーネットワークにおけるラスタグラム。  
Fig.4 About networks of phase oscillators. (a) Order parameters;  $N=2$  (solid line), fully-connected network (broken line), and scale-free network (dotted line). (b) Rastergram in the case of a scale-free network.

$\theta_i$  ( $i = 2, \dots, N$ ) は  $[-0.1\pi + \theta_1, 0.1\pi + \theta_1]$  の一様分布に従うようにした。図 4(a) は秩序パラメータ  $R$  の推移であり, 実線が 2 体の場合, 破線が完全結合ネットワーク, 点線がスケールフリーネットワークにそれぞれ対応する。

2 体の場合は間もなく  $R = 1$  へと収束しており, 同相安定である事がわかる。また完全結合ネットワークの場合もやがて  $R = 1$  へと収束しており, 同相の 1 点クラスタは安定である事がわかる。しかし, スケールフリーネットワークについては  $R$  が減少しており, 同相発火の 1 クラスタが安定に存在しない事がわかる。

図 4(b) はスケールフリーネットワークにおけるラスタグラムである。横軸は時間, 縦軸はノード番号であり, 位相が 0 となった時刻に打点してある。なお, ノード番号が若いほど次数が高いノードになるよう並べてある。これを見ると, ハブのあたりから同期が崩れているのがわかる。

結局, Hodgkin-Huxley ネットワークであっても, 位相縮約によって求めた位相振動子ネットワークであっても, 定性的には同様の結果, すなわち, 2 体の場合と完全結合ネットワークの場合には 1 クラスタへと収束するが, スケールフリーネットワークの場合には 1 クラスタが崩壊する事が観察された。

## 5. 位相解析

同じ相互作用関数であっても 2 体の場合と完全結合ネットワークの場合には同相発火が安定となるものの、スケールフリーネットワークの場合に同相発火が崩壊した。ここではその理由を位相解析に基づいて考察する。

### 5.1 完全結合ネットワークにおける同相発火

式 (13) で  $w_{ij} = 1$  ( $i \neq j$ ),  $0$  ( $i = j$ ), また,  $\omega = 0$ ,  $N$  は十分に大きいとする。ここで同相状態が成立していると仮定すると,

$$\theta_1(t) = \theta_2(t) = \dots = \theta_N(t) = \Theta(t) \quad (15)$$

であり, これを式 (13) に代入して,

$$\dot{\Theta} = \Gamma(0) \quad (16)$$

が成り立つ。  $N$  個のノードのうちノード  $i$  の位相  $\theta_i$  だけが全体位相  $\Theta$  からずれたとすると

$$\dot{\theta}_i = \Gamma(\theta_i - \Theta) \quad (17)$$

となる。これで  $\theta_i$  が再び  $\Theta$  へと収束すれば同相状態は安定で、そうでなければ不安定である。安定性を調べるために  $\phi \equiv \theta_i - \Theta$ , すなわち振動子  $i$  の全体位相からのずれを定義し, この時間変化式を求めると

$$\begin{aligned} \dot{\phi} &= \dot{\theta}_i - \dot{\Theta} \\ &= \Gamma(\phi) - \Gamma(0) \\ &\simeq \phi \Gamma'(0) \end{aligned} \quad (18)$$

$\Gamma'(0) < 0$  であれば  $\phi$  は 0 へと収束するため, 同相発火は安定といえる。相互作用関数  $\Gamma(\phi)$  の plot 図 3 を見ると  $\Gamma'(0) < 0$  が成り立っている。このことから同相状態, すなわち 1 クラスタ状態は安定である事がいえる。

### 5.2 $N = 2$ における同相発火

式 (13) において  $N = 2$ ,  $w_{12} = w_{21} = 1$ ,  $w_{11} = w_{22} = 0$ ,  $\omega = 0$  とする。

$$\begin{aligned} \dot{\theta}_1 &= \frac{1}{2} \Gamma(\theta_1 - \theta_2) \\ \dot{\theta}_2 &= \frac{1}{2} \Gamma(\theta_2 - \theta_1) \end{aligned} \quad (19)$$

$\theta_1(t) = \theta_2(t) = \Theta(t)$  を仮定すると,

$$\dot{\Theta} = \frac{1}{2} \Gamma(0) \quad (20)$$

が成り立つ。2 体の位相のずれを  $\phi \equiv \theta_1 - \theta_2$  とすると

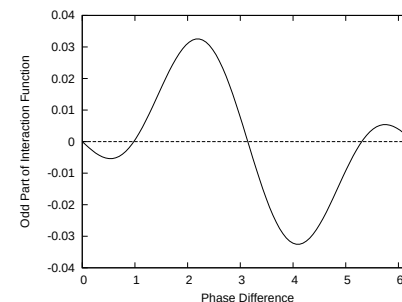


図 5  $\Gamma_{odd}(\phi)$ ; 相互作用関数の奇関数成分  
Fig. 5  $\Gamma_{odd}(\phi)$ ; Odd part of the interaction function

$$\begin{aligned} \dot{\phi} &= \dot{\theta}_1 - \dot{\theta}_2 \\ &= \frac{1}{2} \Gamma(\theta_1 - \theta_2) - \frac{1}{2} \Gamma(\theta_2 - \theta_1) \\ &= \frac{1}{2} \{ \Gamma(\phi) - \Gamma(-\phi) \} \\ &= \frac{1}{2} \Gamma_{odd}(\phi) \end{aligned} \quad (21)$$

がいえる。ここで  $\Gamma_{odd}(\phi) \equiv \Gamma(\phi) - \Gamma(-\phi)$  は相互作用関数の奇関数成分である。 $\Gamma(\phi)$  が周期関数であることから, 式 (21) は自明な解  $\phi = 0, \pi$  を持っている。ここでは同相発火に相当する  $\phi = 0$  の安定性に注目すると, 式 (21) で  $\phi = 0$  の周りでテーラー展開し,  $\Gamma_{odd}(0) = 0$  などから

$$\dot{\phi} = \frac{\phi}{2} \Gamma'_{odd}(0) \quad (22)$$

となる。つまり  $\Gamma'_{odd}(0) < 0$  の時に同相安定となる。 $\Gamma_{odd}(\phi)$  を図 5 に示す。 $\Gamma_{odd}(\phi)$  は 0 において負の傾きを持っている。ゆえに同相発火安定であることがわかる。

### 5.3 スケールフリーネットワークにおける同相発火

式 (13) において  $\forall t, \theta_1(t) = \theta_2(t) = \dots = \theta_N(t) = \Theta(t)$  を仮定すると,

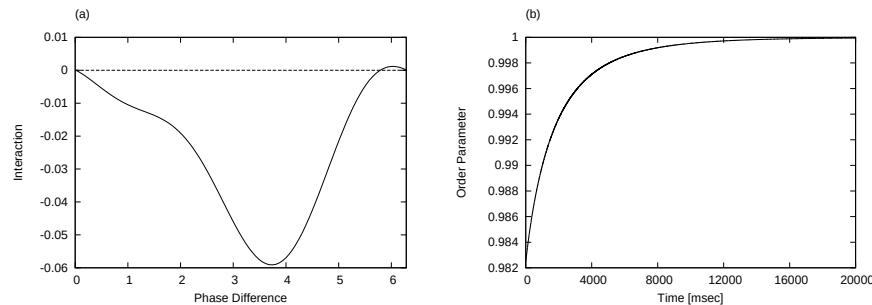


図 6  $\Gamma(0) = 0$  なる相互作用関数の場合 (a) 相互作用関数 (b) スケールフリーネットワークにおける秩序パラメータの推移

Fig. 6 In the condition that the interaction function  $\Gamma(0) = 0$ . (a) Interaction function. (b) Order parameter in the case of a scale-free network of phase oscillators.

$$\begin{aligned}
 \dot{\theta}_i &= \omega + \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N w_{ij} \Gamma(0) \\
 &= \omega + \frac{\Gamma(0)}{N} \sum_{j=1}^N w_{ij} \\
 &= \omega + \frac{\Gamma(0)}{N} k_i
 \end{aligned} \tag{23}$$

となる。  $\Gamma(0) \neq 0$  の場合右辺は  $i$  に依存しており、これを  $\omega_i$  と置いて解くと、  $\theta_i(t) = \omega_i t + \theta_i(0)$  となり、任意の時刻で同相という仮定に反する。結局同相となる解が存在しない。今  $\Gamma(0) < 0$  であるため、次数  $k_i$  が大きいほど  $\omega_i$  は小さい値となり、次の発火までの時間が長くなる。図 2(c)、図 4(b) を見ると、確かにハブの発火がだんだん遅れており、この結果と合致する。

$\Gamma(0) = 0$  の場合は、  $\forall i, \omega_i = \omega$  となり、それゆえ任意の時刻ですべての振動子の位相がそろって 1 クラスタなる解は存在する。  $\Gamma(0) = 0$  なる相互作用  $\Gamma(\phi)$  を仮定し、確認のためにシミュレーションを行った。式 (14) において  $a_0 = -0.0245$ 、その他の係数は先と同じとした。相互作用関数と秩序パラメータの推移を図 6 に示す。図 6(b) を見ると秩序パラメータは 1 へと収束しており、1 クラスタが安定である事が示唆された。

## 6. 結 論

本研究は、抑制性シナプスで相互に結合された、2 体のニューロンからなるネットワーク、100 体の完全結合ネットワーク、および Barabasi-Albert アルゴリズムによって生成した 100 体からなるスケールフリーネットワークのそれぞれについて、ネットワーク構造と同期の関係について明らかにする事を目的として Hodgkin-Huxley ニューロンモデルおよび位相振動子モデルにおけるシミュレーションと解析を行った。2 体および完全結合ネットワークにおいては同相発火は安定となったが、スケールフリーネットワークにおいては同相発火が崩壊する現象が見られた。位相解析の結果から相互作用関数  $\Gamma(\phi)$  について  $\Gamma(0) \neq 0$  であっても 2 体および完全結合ネットワークの場合には同相発火が安定しうるのに対し、スケールフリーネットワークにおいては同相発火が崩壊する事が示された。

位相振動子ネットワークに関する研究は数多いが、その大半は相互作用関数  $\Gamma(\phi)$  において基本波成分のみを取り入れたものが多く、さらにいえば  $\Gamma(0) = 0$  を仮定しているものが多い。今回取りあつかった対象については、少なくとも二次高調波成分が含まれており、また、  $\Gamma(0) \neq 0$  であり、それが直接的な要因となって位相同期がネットワーク構造の違いの影響を多分に受ける事が示唆された。今後相互作用に二次高調波成分を含んだモデルについてさらなる検討が必要であろう。

## 参 考 文 献

- 1) C. V. Vreeswijk, L. F. Abbott, and G. G. Ermentrout: When Inhibition not Excitation Synchronizes Neural Firing, *J. Comp. Neurosci.* **1**, pp. 313-321, (1994).
- 2) P. Bonifazi, et al.: GABAergic Hub Neurons Orchestrate Synchrony in Developing Hippocampal Networks, *Science* **326**, pp. 1419-1424, (2009).
- 3) R. Albert and A. L. Barabasi: Statistical mechanics of complex networks, *Rev. Mod. Phys.* **74**, 47-97, (2002).
- 4) C. Koch: *Biophysics of Computation*, Oxford, (1999).
- 5) W. Rall: Distinguishing theoretical synaptic potentials computed for different soma-dendritic distributions of synaptic input, *J. Neurophysiol.* **30**, pp. 1138-1168, (1967).
- 6) Y. Kuramoto: *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence.*, Dover Publications, Inc., Mineola, New York. (2003).