

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
Type	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

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

審査委員主査 徳田功 准教授
審査委員 党建武 教授
審査委員 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

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ミュ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、これとは異な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 シミュレーションの結果	24
5.3 シミュレーションの考察	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 シミュレーションの結果	32

6.3 シミュレーションの考察	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 シミュレーションの結果	35
7.3 シミュレーションの考察	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であり平行線維、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、学習に必要な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ミュ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 2.1 ¹)。

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氣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。

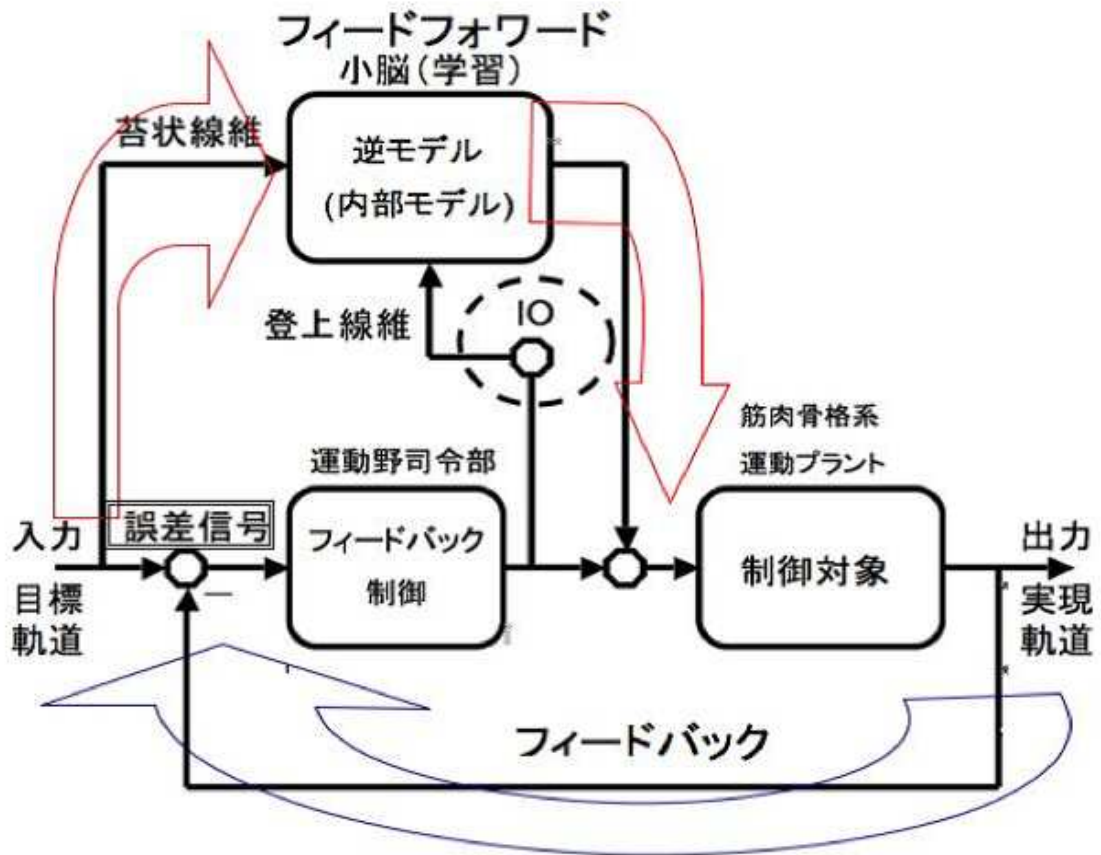


図 2.1: 内部モデル仮説における小脳学習のモデル。下オリーブ核 (Inferior Olive) は登上线維へ誤差信号を伝える主要器官であると想定されている。

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ミュレーションを行った。

μ -モデル

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

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

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

μ -モデルのパラメータ

μ : (定数)
 N : (ニューロン数)
 I : (入力強度)
 g : (ギャップジャンクション結合係数)
 X : (膜電位)
 Y : (イオンチャンネルの活性変数)

2.3 発火頻度の調整

下オリブ核は発火頻度が 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ミュ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、この時間とシミュ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。

この方法によりシミュ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。

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

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

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

$$\text{平均発火率} = \frac{\text{スパイク数}}{\text{時間}} \quad (2.5)$$

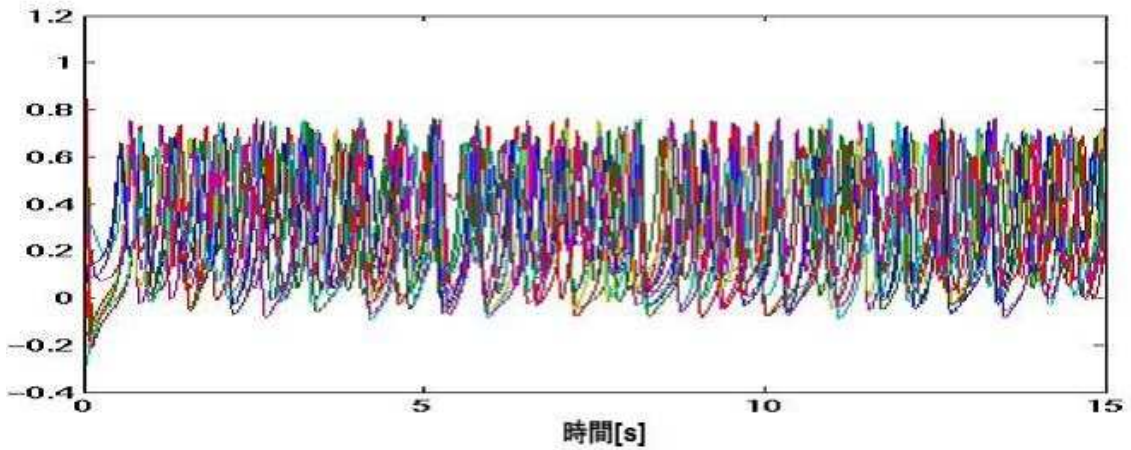


図 2.2: μ -モデルによるニューロンが発火している様子。入力一定では発火率が 2[Hz] となる。この値がある閾値を越えると発火とみなす

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ることができる。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えているため、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。

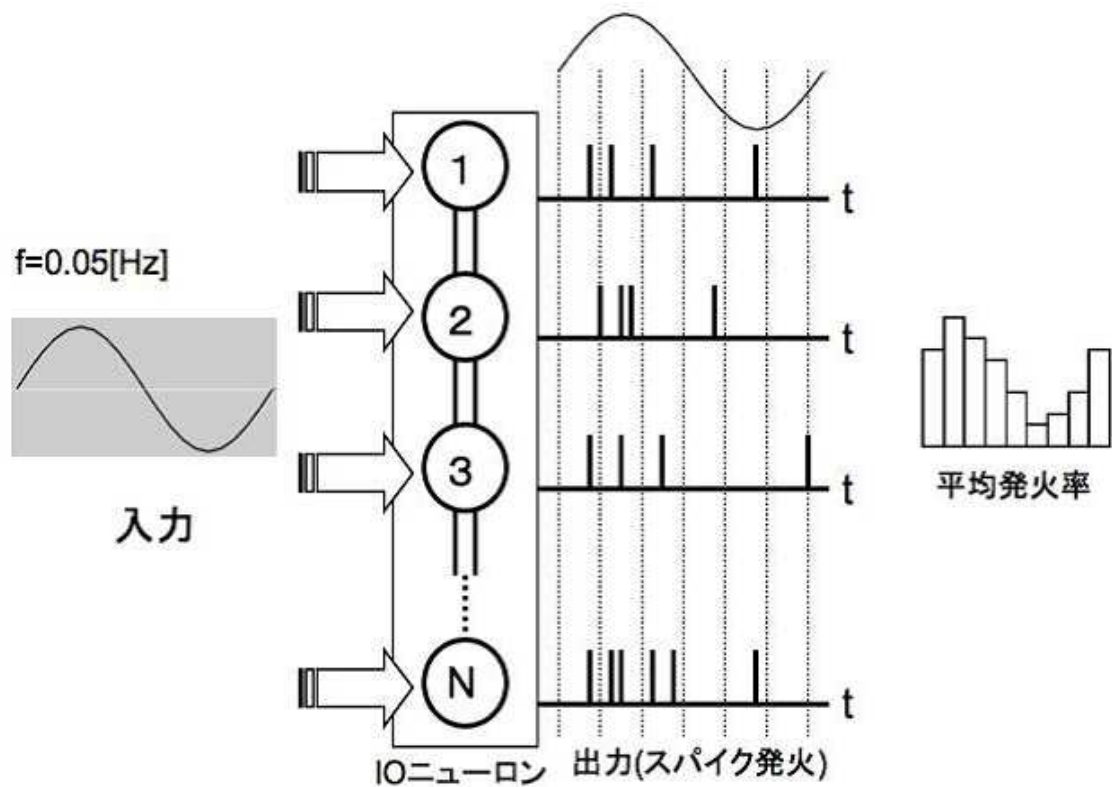


図 3.1: 入力と出力の平均発火率の相関の構成図。ある入力信号に対して出力の一定窓幅間隔毎の平均発火率を算出し、入力信号と平均発火率の相関を計算する。

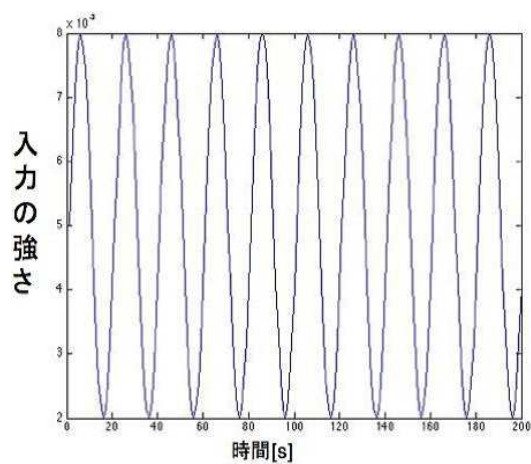


図 3.2: 入力信号の例

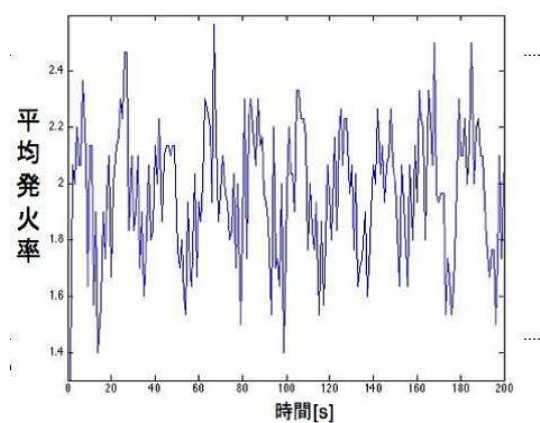


図 3.3: 出力の平均発火率の例

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。

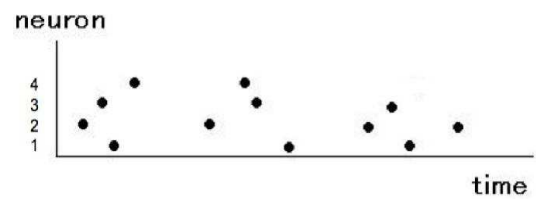
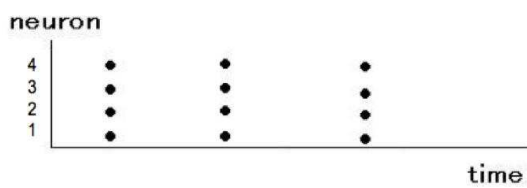


図 3.4: ニューロン同士が同期的に発火している例 図 3.5: ニューロン同士が非同期的に発火している例

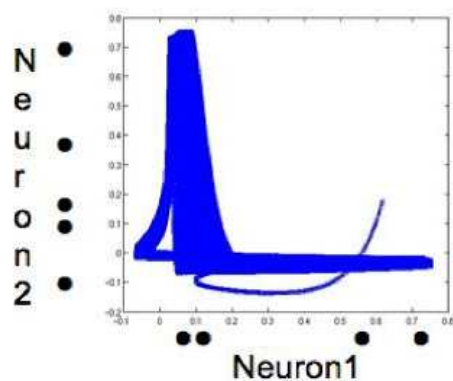
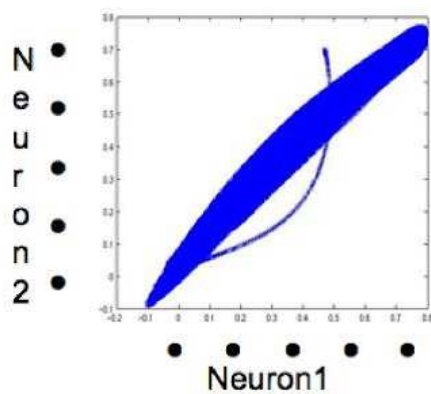


図 3.6: ニューロンの同期発火による相関の例。ニューロン同士が同期的に発火すると膜電位を表す x 同士もほぼ同じ値になるので、時系列における x の相関を計算すると相関は高くなる。

図 3.7: ニューロンの非同期発火による相関の例。ニューロン同士が非同期的に発火する膜電位を表す 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低くなる。

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 ($i=1,2,\dots,N$)。式 3.2 の $X(i)$ はニューロン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。

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

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

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

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 ω_1 から ω_4 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さくなる。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。

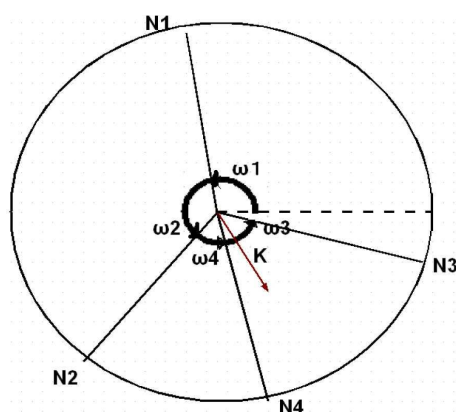


図 3.8: ニューロン同士が非同期的に発火している例。ニューロン同士が非同期的に発火しているならば、個々のニューロン同士の位相がずれているためベクトルの和 k は小さくなる

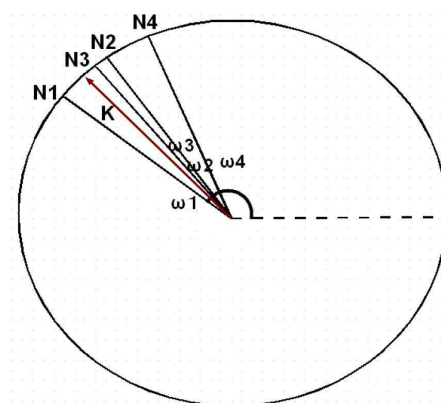


図 3.9: ニューロン同士が同期的に発火している例。ニューロン同士が同期的に発火しているならば、個々のニューロン同士の位相が揃っているためベクトルの和 k は大きくなる

3.3 誤差情報伝搬と非同期発火の評価

3.3.1 誤差情報伝搬の評価

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。これらのシミュ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。

表 3.1: 誤差情報伝搬評価でのシミュレーションパラメータ

μ	初期値	ニューロン数	シミュレーション時間
1.65	一様乱数	30	200[s]
入力	周波数	閾値	平均発火率の窓幅
正弦波	0.05[Hz]	0.7	1[s]

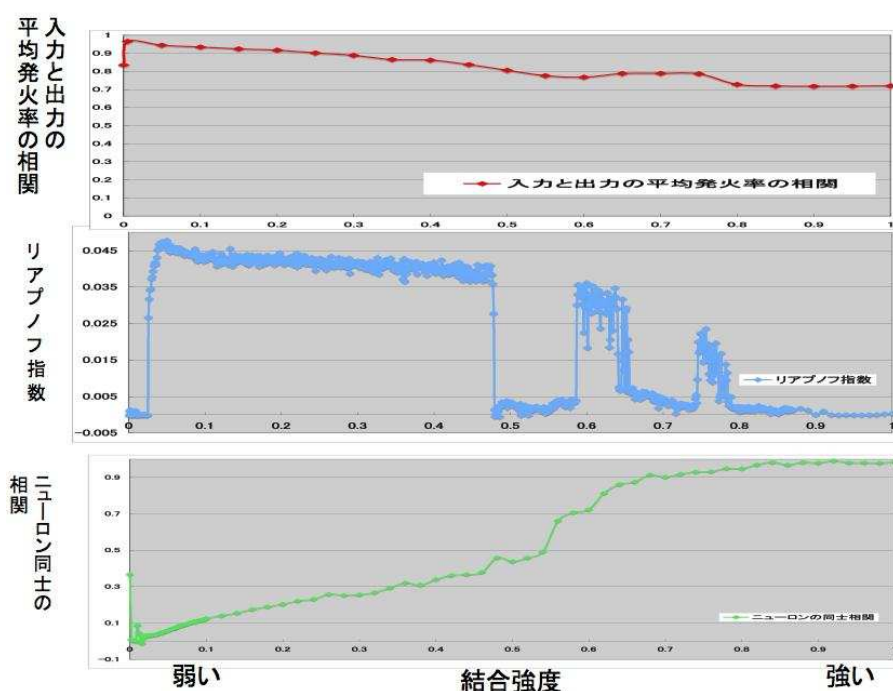


図 3.10: 上段：入力と出力の平均発火率の相関、中段：リアプノフ指数、下段：ニューロン同士の相関 (結合強度=0.0～1.0)

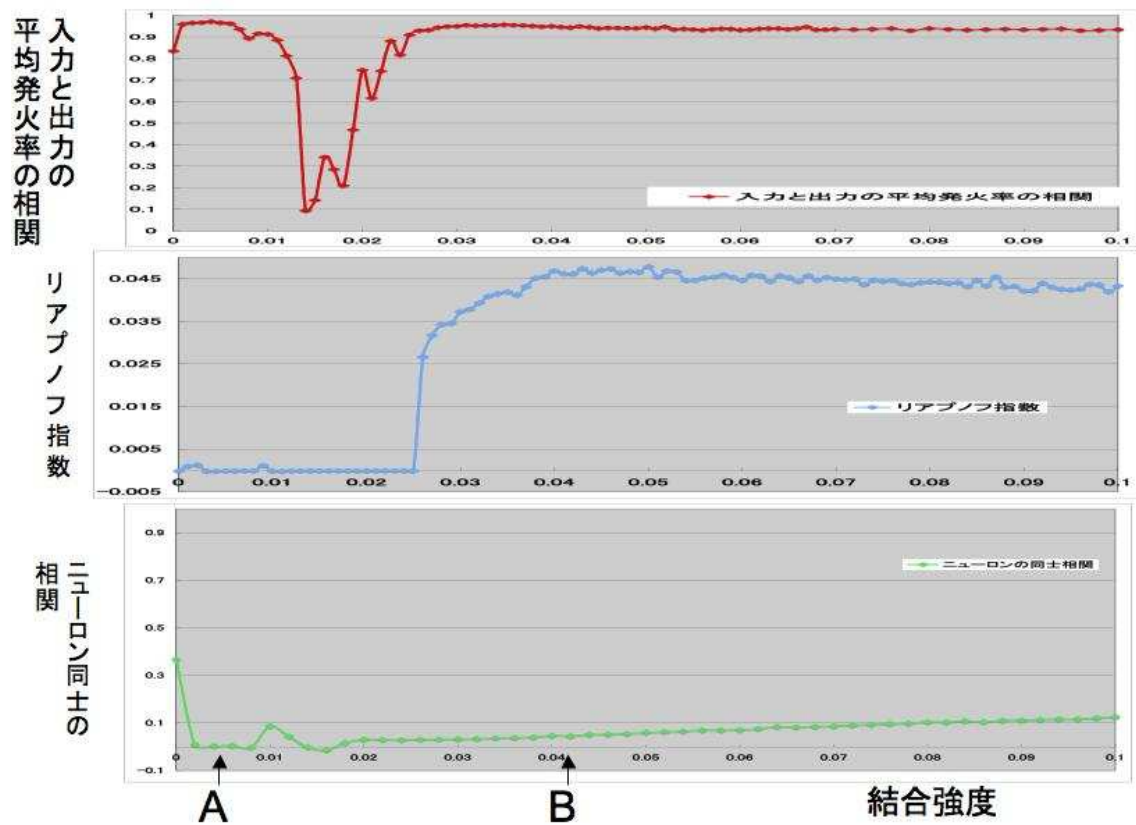


図 3.11: 上段：入力と出力の平均発火率の相関、中段：リアプノフ指数、下段：ニューロン同士の相関 (結合強度=0.0~0.1)

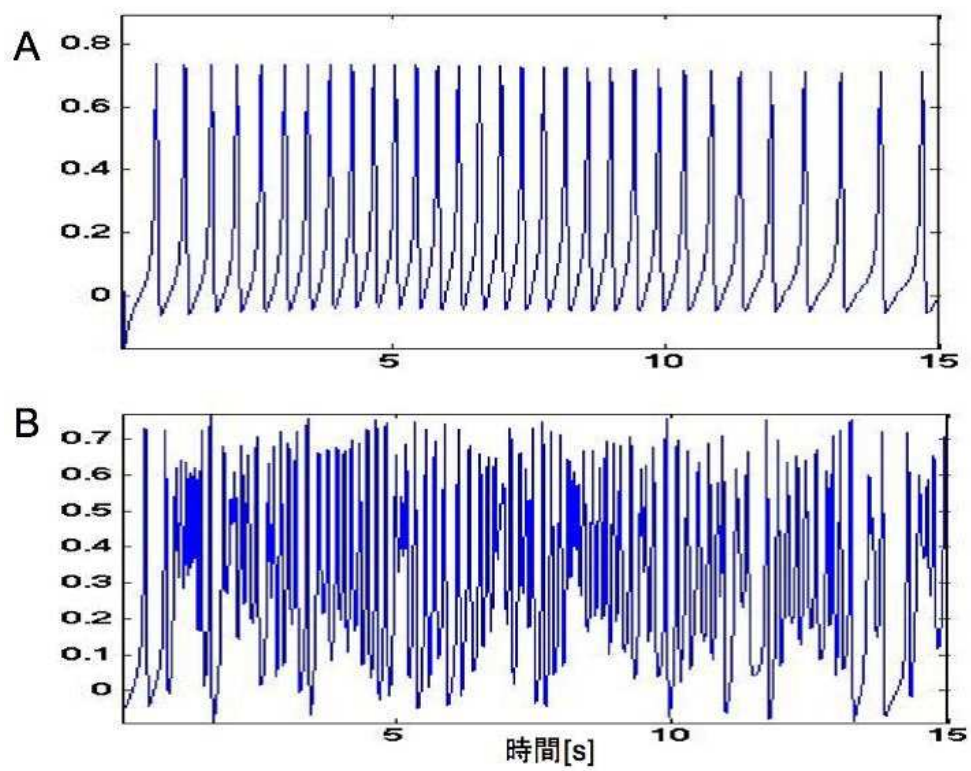


図 3.12: A,B 結合強度領域のスパイク

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 Schweighofer 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が低い結合強度領域を A、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。これらのシミュ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。

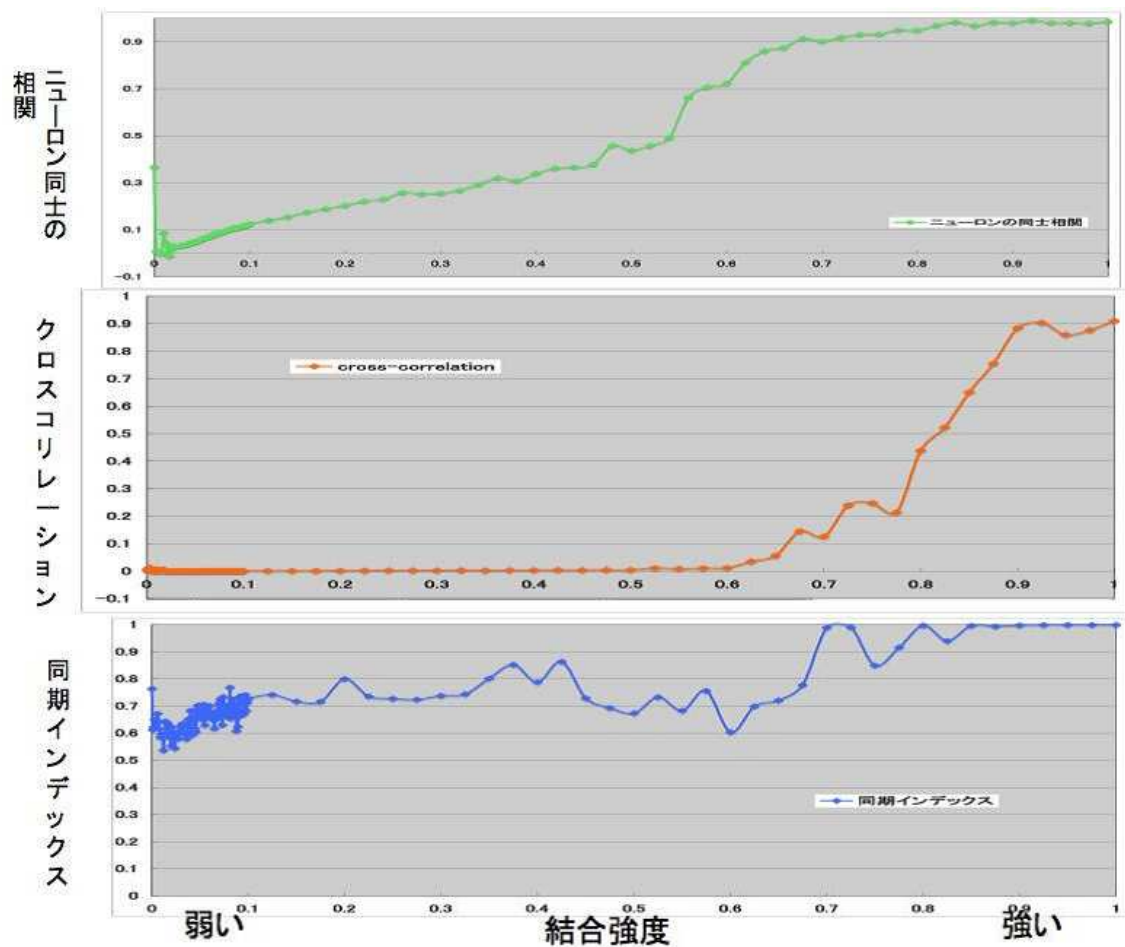


図 3.13: 上段：ニューロン同士の相関、中段：クロスコリレーション、下段：同期インデックス (結合強度=0.0～1.0)

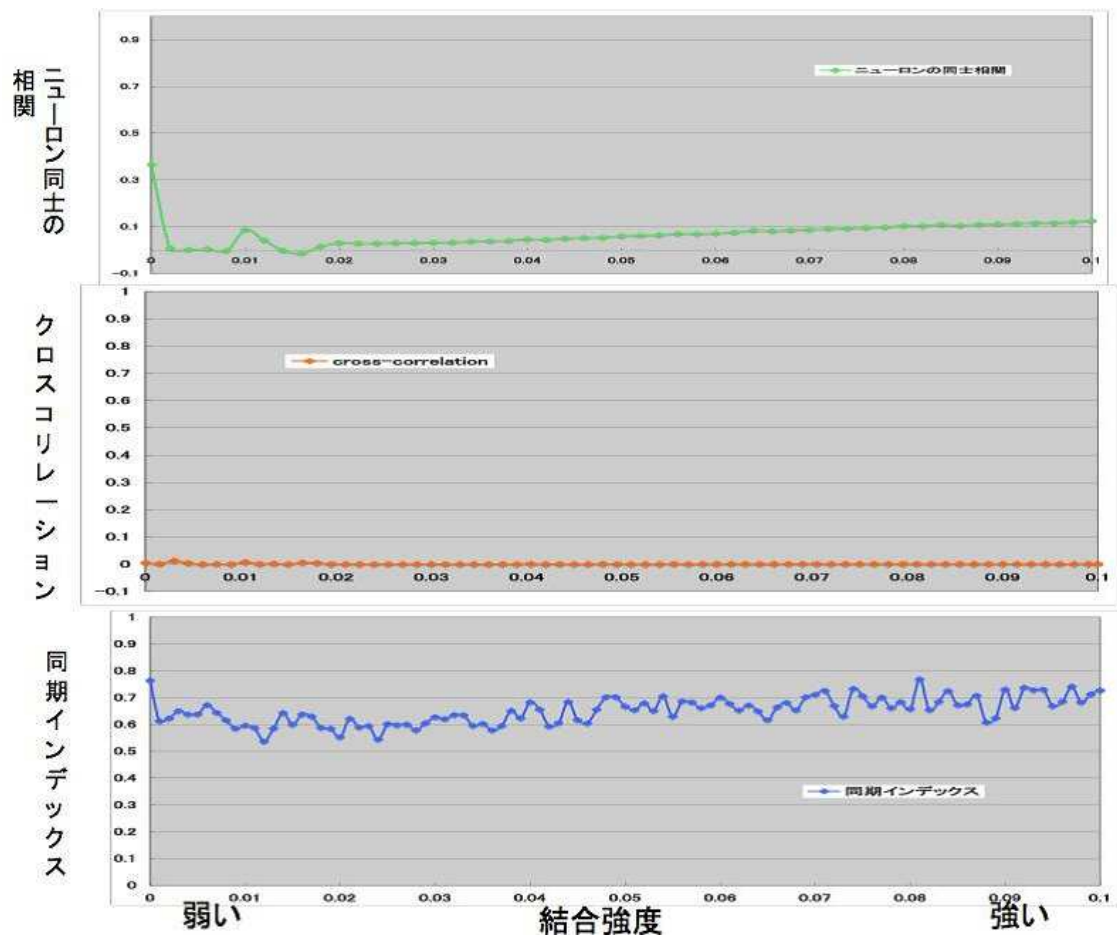


図 3.14: 上段：ニューロン同士の相関、中段：クロスコリレーション、下段：同期インデックス (結合強度=0.0～0.1)

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。これらのシミュ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。

表 4.1: 誤差情報伝搬評価でのシミュレーションパラメータ

μ	初期値	ニューロン数	シミュレーション時間
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]	

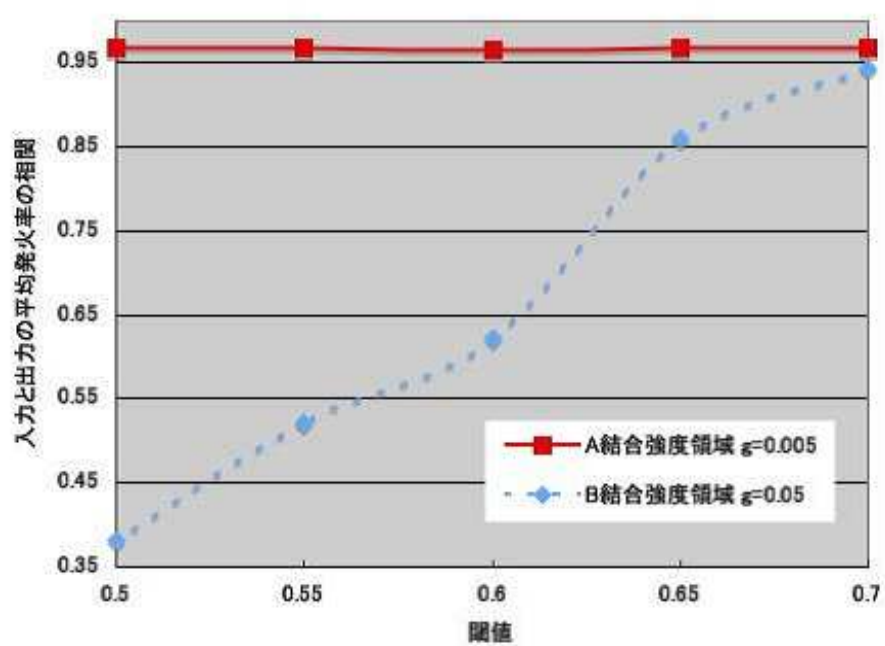


図 4.1: 閾値の変化による誤差情報伝搬の評価の影響。実線が A 結合強度領域、点線が B 結合強度領域に対応している

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 でシミュレーションを行う。

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ミュ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 $\mu \pm (\mu \times 5\%)$ と $\mu \pm (\mu \times 10\%)$ 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。

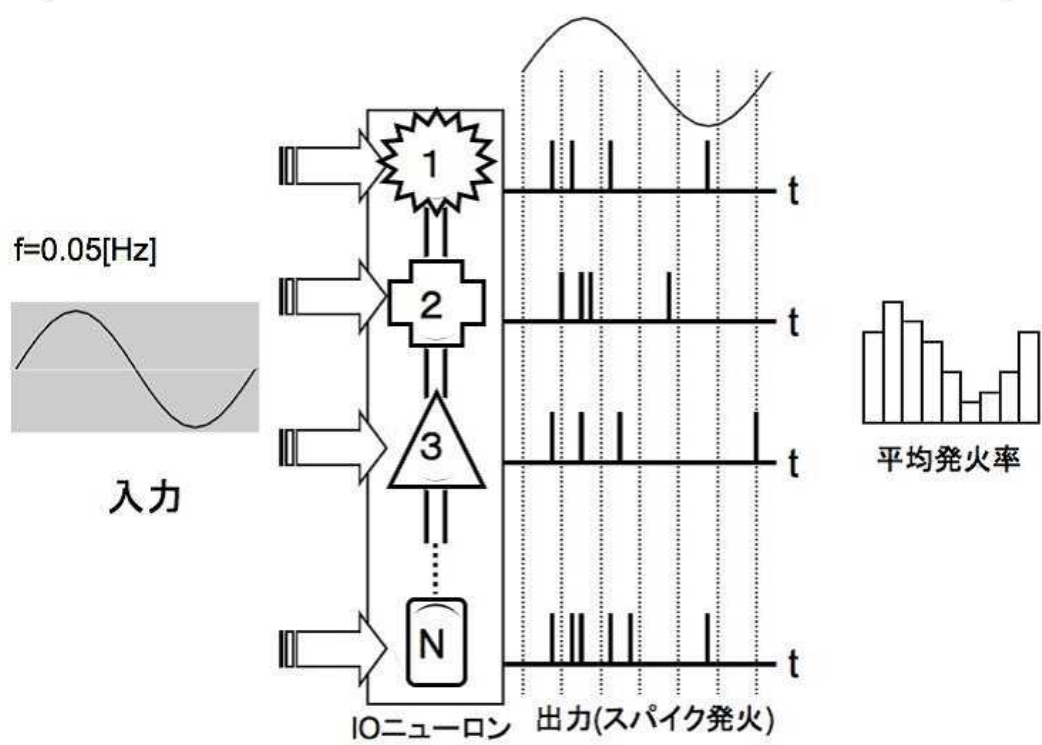


図 5.1: 個々のニューロンの発火特性が違う場合の入力と出力の平均発火率の相関の構成図

5.2 シミュレーションの結果

表 5.1 のパラメータによる個々のニューロンが非一様 ($\mu \pm \mu \times 5\%$) 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 ($\mu \pm \mu \times 10\%$) 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。これらのシミュ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。

表 5.1: シミュレーションパラメータ

初期値	ニューロン数	シミュレーション時間	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]	

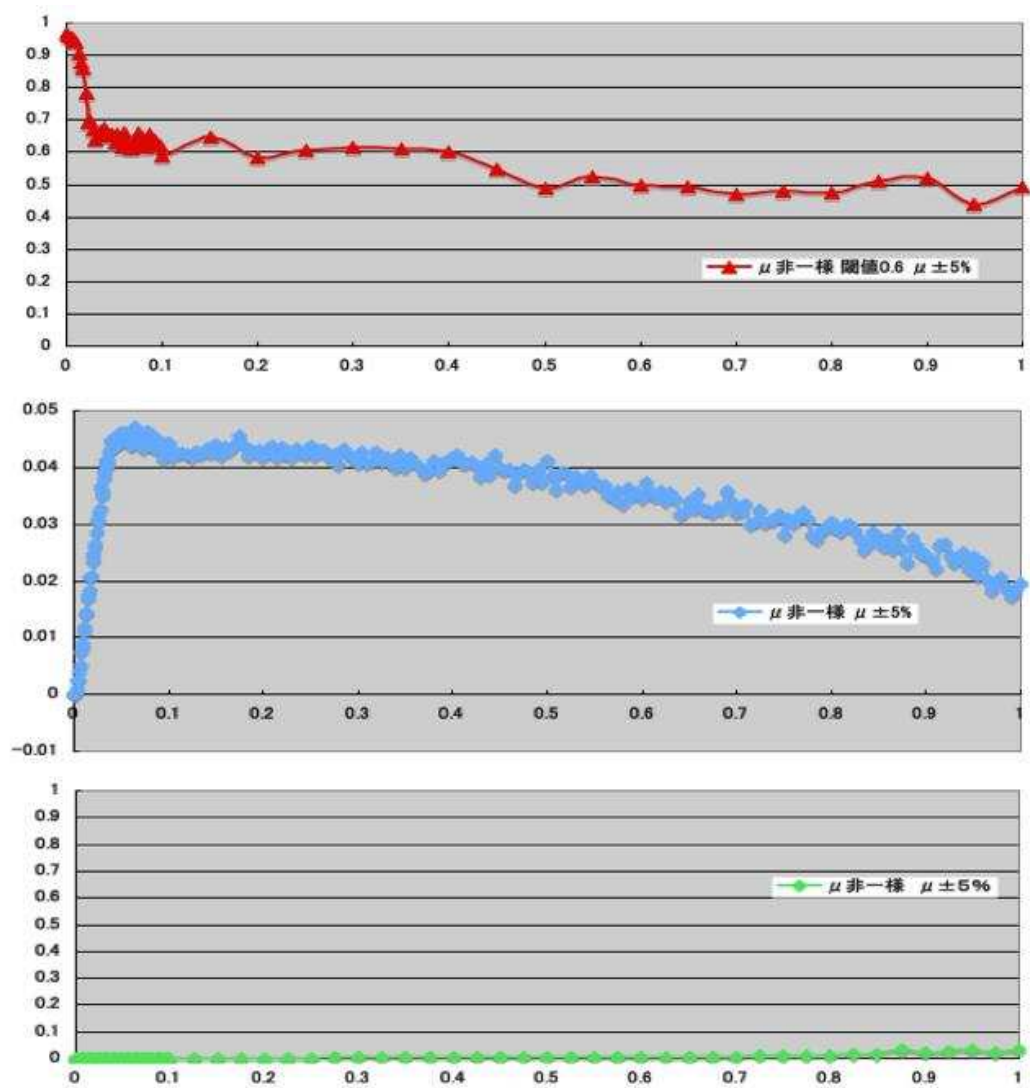


図 5.2: 上段：入力と出力の平均発火率の相関、中段：リアプノフ指数、下段：ニューロン同士の相関（結合強度=0.0～1.0）。個々のニューロンが $\mu \pm \mu \times 5\%$ の範囲で非一様。

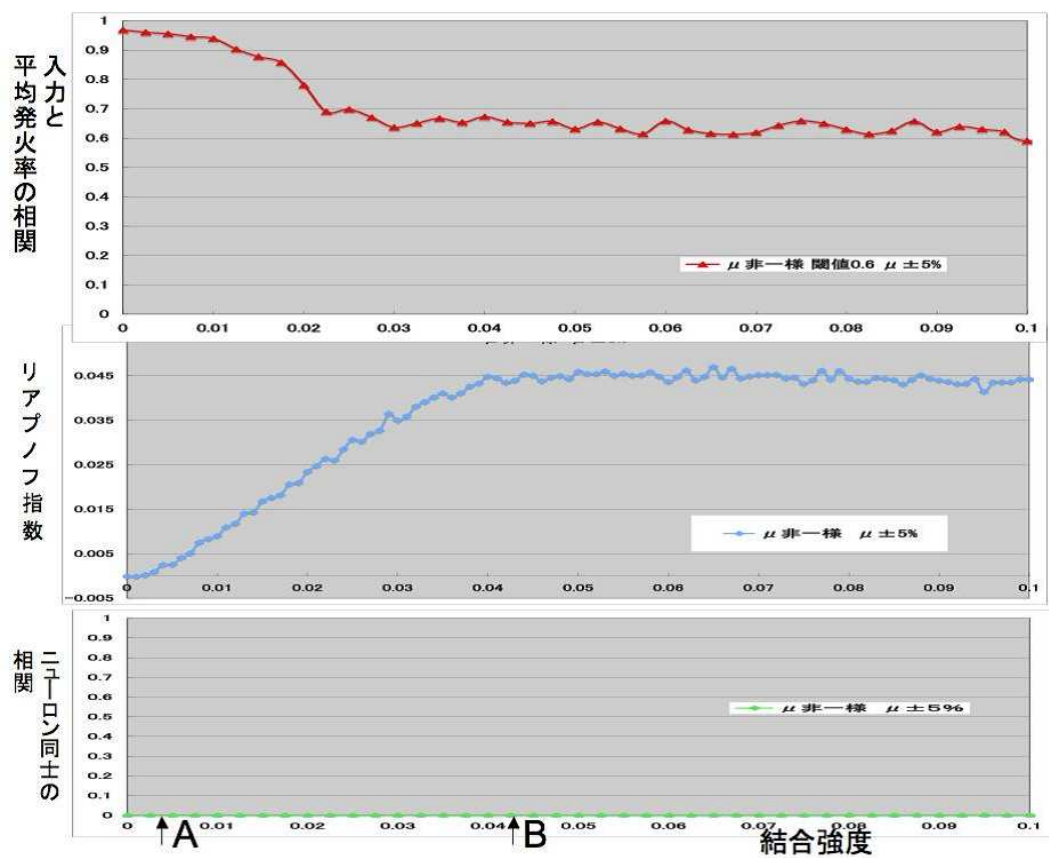


図 5.3: 上段：入力と出力の平均発火率の相関、中段：リアプノフ指数、下段：ニューロン同士の相関（結合強度=0.0～0.1）。個々のニューロンが $\mu \pm \mu \times 5\%$ の範囲で非一様。

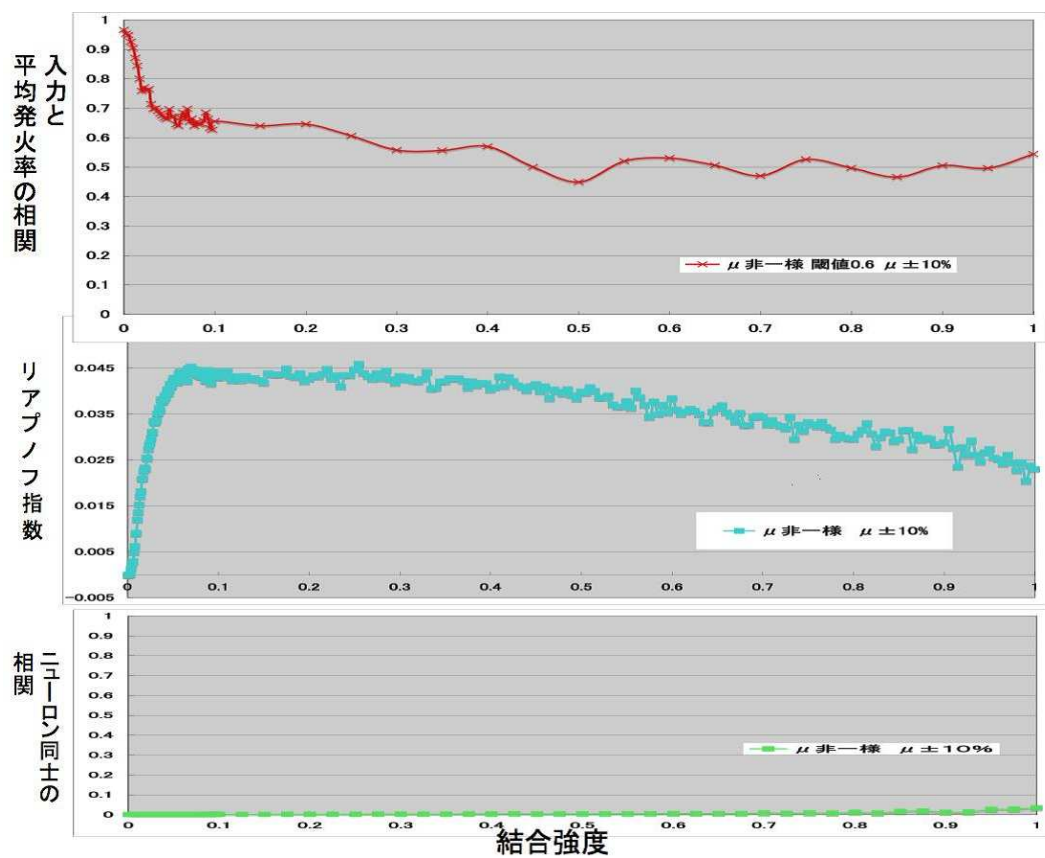


図 5.4: 上段：入力と出力の平均発火率の相関、中段：リアプノフ指数、下段：ニューロン同士の相関（結合強度=0.0～1.0） 個々のニューロンが $\mu \pm \mu \times 10\%$ の範囲で非一様。

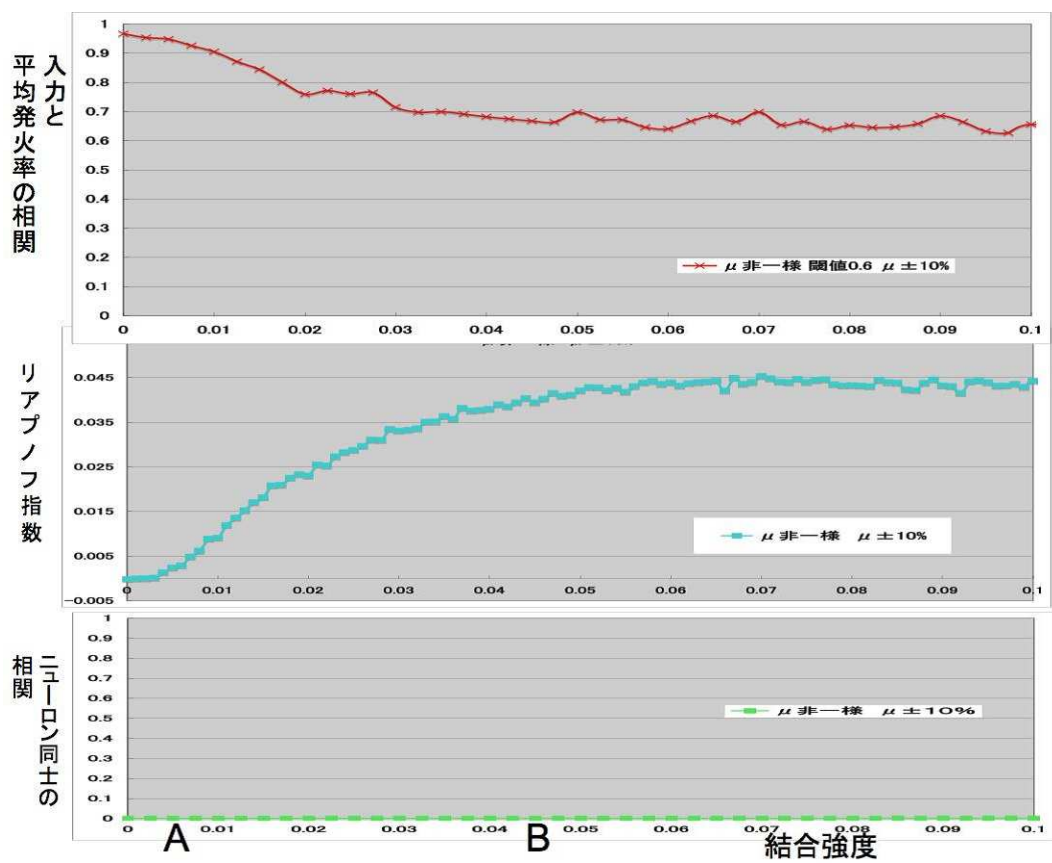


図 5.5: 上段：入力と出力の平均発火率の相関、中段：リアプノフ指数、下段：ニューロン同士の相関（結合強度=0.0～1.0） 個々のニューロンが $\mu \pm \mu \times 10\%$ の範囲で非一様。

5.3 シミュレーションの考察

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 $\mu \pm 10\%$ 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ミュレーションを行い、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。

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

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

$$= \begin{cases} g_{GJ}(x_{i+1} + x_N - 2x_i) & (i = 1) \\ g_{GJ}(x_{i+1} + x_{i-1} - 2x_i) & (i = 2, \dots, N-1) \\ g_{GJ}(x_{i-1} + x_1 - 2x_i) & (i = N) \end{cases} \quad (6.2)$$

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

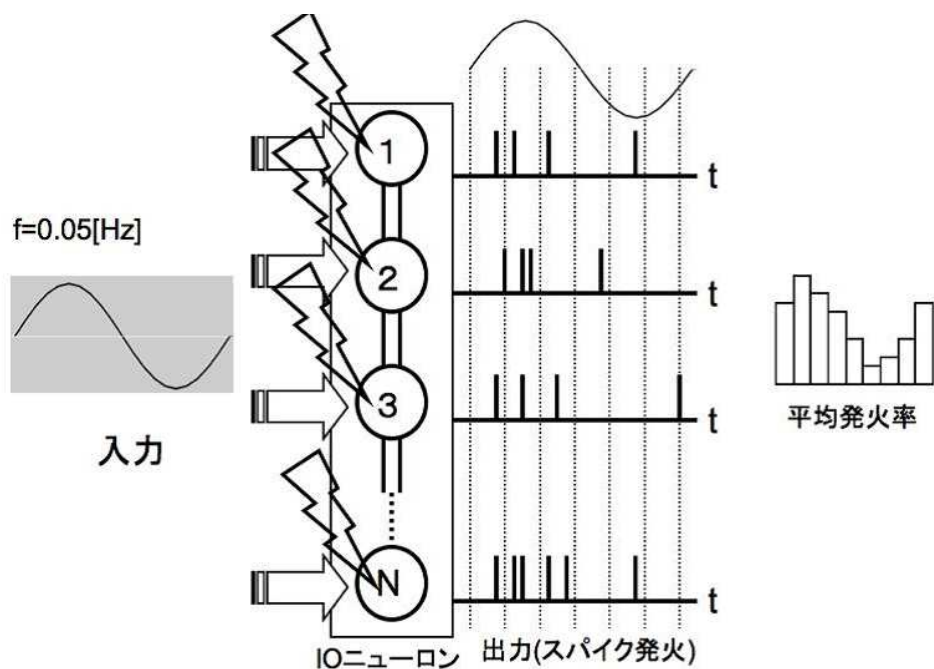


図 6.1: 個々のニューロンのノイズを考慮した場合の入力と出力の平均発火率の相関の関係

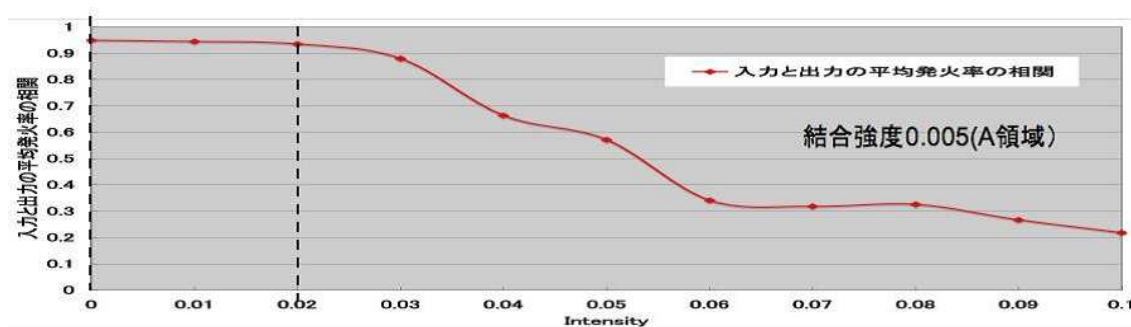


図 6.2: A 結合強度領域におけるノイズ強度と入力と出力の平均発火率の相関の関係。横軸に Intensity、縦軸に入力と出力の平均発火率の相関をとった。

6.2 シミュレーションの結果

表 6.1 のパラメータによるノイズ強度 0 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 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。これらのシミュ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。

表 6.1: シミュレーションパラメータ

初期値	ニューロン数	μ	シミュレーション時間
一様乱数	30	1.65	40[s]
入力	周波数	閾値	平均発火率の窓幅
正弦波	0.05[Hz]	0.6	1[s]

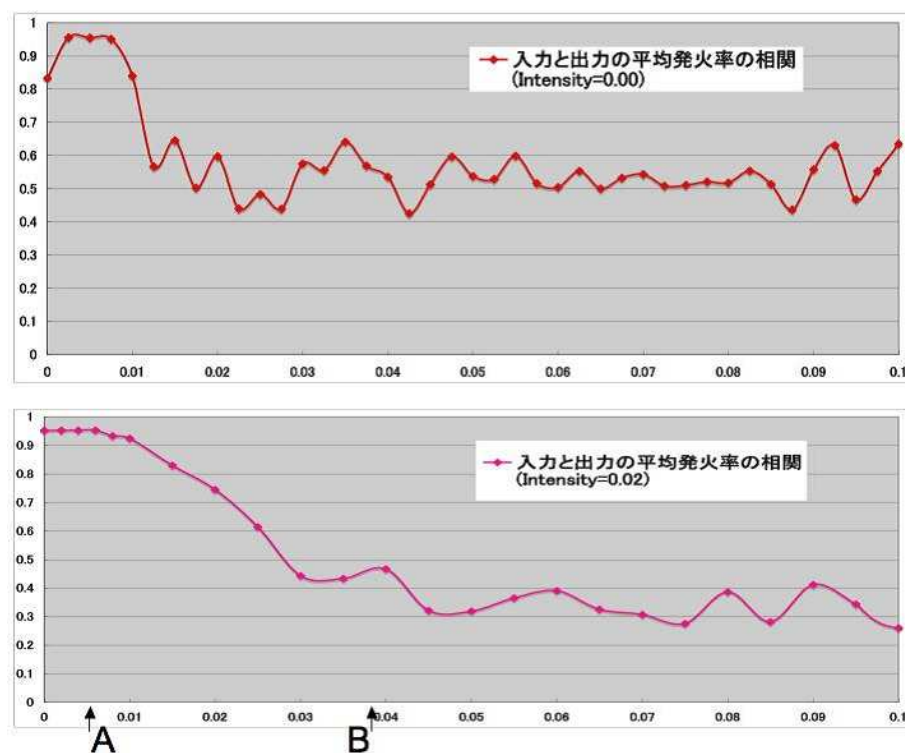


図 6.3: Intensity=0 と Intensity=0.02 での入力と出力の平均発火率の相関

6.3 シミュレーションの考察

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ミュ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ミュ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ミュ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ミュレーションした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。

表 7.1: オリジナルデータのパラメータ

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

7.2 シミュレーションの結果

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

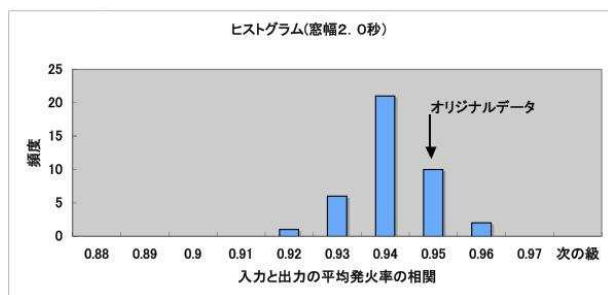


図 7.1: 1 秒間の発火率を保存したサロゲート
(出力の平均発火率の窓幅 2 秒)

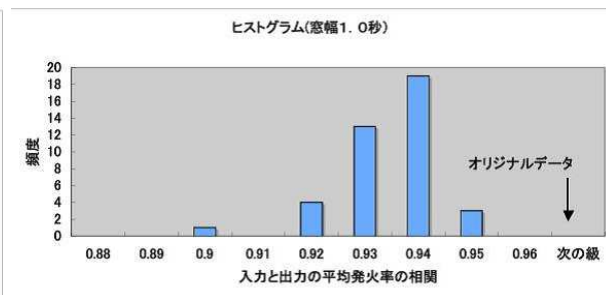


図 7.2: 1 秒間の発火率を保存したサロゲート
(出力の平均発火率の窓幅 1 秒)

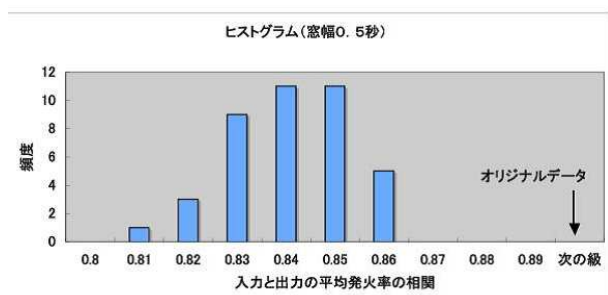


図 7.3: 1 秒間の発火率を保存したサロゲート
(出力の平均発火率の窓幅 0.5 秒)

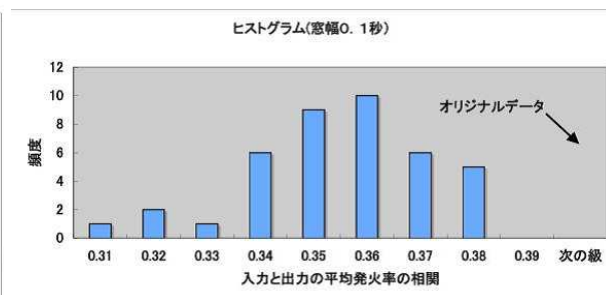


図 7.4: 1 秒間の発火率を保存したサロゲート
(出力の平均発火率の窓幅 0.1 秒)

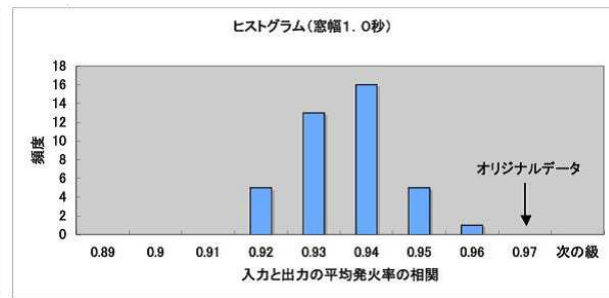
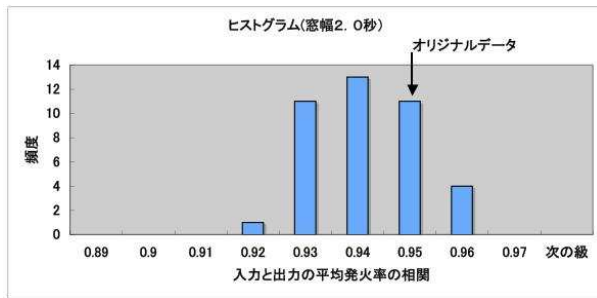


図 7.5: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲート (出力の平均発火率の窓幅 2 秒) 図 7.6: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲート (出力の平均発火率の窓幅 1 秒)

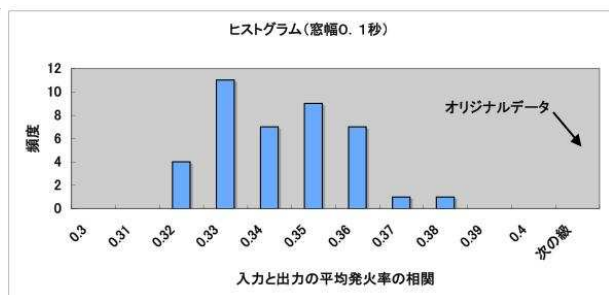
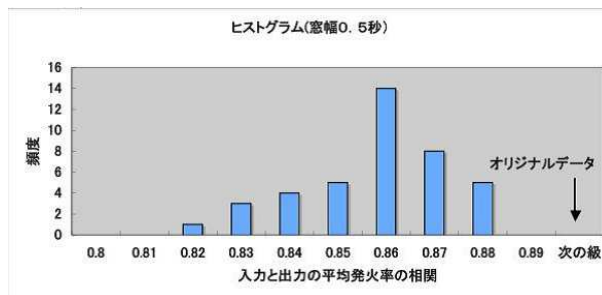


図 7.7: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲート (出力の平均発火率の窓幅 0.5 秒) 図 7.8: 0.5 秒間の発火率を保存したサロゲート (出力の平均発火率の窓幅 0.1 秒)

7.3 シミュレーションの考察

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、窓幅を広げ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。
- 非同期発火の評価と B 結合強度領域から Schweighofer 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

- [1] 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.