

興奮性および抑制性シナプスの STDP 学習に関する一考察

小森雅和¹

A Consideration of STDP Learning of Excitatory and Inhibitory Synapse

Masakazu KOMORI¹

(Accepted September 11, 2019)

Abstract STDP learning is a learning method of spiking neuron model that is based on physiological experiment results. Because of STDP learning is unsupervised learning method, it is thought that control of STDP learning is difficult. In this paper, to research tendency of STDP learning, I considered about STDP learning of excitatory and inhibitory synapse using leaky integrated and fire neuron model. In the simulation, for the sake of simplicity, I used a neuron model that has 8 excitatory inputs and 8 inhibitory inputs. And simple input patterns were used. In the simulation of inhibitory synapse STDP learning, three type STDP time window function were used and considered. In the simulation of excitatory synapse STDP learning, I used inhibitory synapses that have distribution and high frequency inputs than excitatory inputs.

Keywords [STDP learning, Spiking neuron, Learning tendency]

1 はじめに

スパイクニューロンモデルは、さまざまなモデルが提案されているが、基本は生体における神経細胞のように入力に従い膜電位が時間変化し神経パルスを出力するニューロンモデルである。実際の神経細胞に近い入出力を行うことから、スパイクニューロンモデルによるネットワークモデルは、生体における情報処理により近い情報処理能力を持つモデルを構成できる可能性があることから、その工学的応用が期待される。

スパイクニューロンモデルの学習則に Spike Timing Dependent Plasticity(STDP)がある。STDP は、生理学的実験結果による知見がもとになっており、入力と出力のスパイクタイミングによりシナプスの結合荷重の変化量が変化するタイムウィンドウ関

数に従い、結合荷重が変化する学習則である^{1,2)}。しかしながら、入力と出力のスパイクタイミングによる学習則であり、入力と教師信号の組が与えられ、それに基づいて学習を行う教師あり学習と異なり、教師無し学習となることから、スパイクニューロンモデルによるネットワークモデルを学習する際の学習の傾向が予測しづらいという問題があると思われる。また、STDP はもともと興奮性シナプスにおいて発見されており、ニューロンモデルでは興奮性シナプスを対象に研究が行われてきたが、抑制性シナプスにおいても同様なシナプス可塑性が起きているとわかってきている^{3,4)}。T. P. Vogels らは、Leaky Integrated and Fire ニューロンモデル(LIFモデル)を使い、1000 のシナプス入力を興奮性シナプス 8 割、抑制性シナプス 2 割とし、それぞれを 8 つのグループに分け、興奮性シナプスを固定し、感

1 都城工業高等専門学校電気情報工学科

Department of Electrical and Computer Engineering, National Institute of Technology, Miyakonjo College

覚系の入力を模した入力を加え抑制性シナプスのみを STDP 学習させた時、膜電位が抑制性入力によるものと興奮性入力によるものとバランスを取るよう学習が行われることを示した⁵⁾。このことから、生体における神経回路網は興奮性シナプスと抑制性シナプスが STDP 学習により互いに作用しながら学習を行うことにより様々な機能を実現していると考えられる。特に、抑制性シナプスは神経細胞が神経パルスを生じさせようとするのを抑える働きを持っていることから、神経パルスによる情報伝達を調整する重要な働きを持っていると考えられる。

STDP は、入力と出力のスパイクタイミングによる学習則であるが、実際の生体におけるシナプス可塑性では、興奮性シナプスにおいては入力パルスによりカルシウムイオンがシナプス内に流れ込み、シナプス内の流れ込んだカルシウムイオン濃度によってシナプスの可塑性が起こるといふ生理学的知見がある^{6,7)}。抑制性シナプスにおいても似たような性質により可塑性が起こっていると考えられる。このようなことから、イオン濃度といったものは急激に変化するものとは考えづらく 1 つの入力パルスと 1 つの出力パルスの関係のみならず複数の入力パルス列と 1 つの出力パルスもしくは複数の出力パルスによるシナプス可塑性についての関係性を考慮する必要があると思われる。

先に述べた T. P. Vogels らのシミュレーション⁵⁾では、入力パルスと出力パルスの時間差である Δt が正である時と負である時がほぼ対称となるようなタイムウィンドウ関数を用いたが、学習の際には微分方程式で表されるものを使い、入力もしくは出力のたびに閾値に値が加算されるかたちで時間変化するものを使っており、複数の入出力による影響が考慮されているものであった。しかしながら、興奮性シナプスの STDP 学習におけるウィンドウ関数は特定の形状を持つものがよく用いられるが、抑制性シナプスに関する STDP 学習におけるでは、生理学的実験等からさまざまな形状のウィンドウ関数が提案されている⁴⁾。タイムウィンドウ関数の形状が異なる場合においても、興奮性入力に対してバランスをとるように学習が行われるのかについてはよくわかっていないと思われる。

Sen Song らは、LIF モデルにおいて 1000 のシナプス入力を興奮性シナプス 8 割、抑制性シナプス 2 割とし、抑制性シナプスを同一の値で固定した状態で、ランダム入力、遅れを持つ入力、入力に相関を持たせた場合の興奮性シナプスの STDP 学習について考察を行っている¹⁾。また、タイムウィンドウ関数は T. P. Vogels らのシミュレーションと同様に

複数の入出力による影響が考慮されているものであった。しかしながら、抑制性シナプスは同一の値で、分布を持つものについては触れられていなかった。興奮性、抑制性シナプス双方を学習させた場合、抑制性シナプスもいろいろな分布を持つことから、同一の値ではなく分布を持った場合の興奮性シナプスの変化についても知る必要があると思われる。

T. P. Vogels らや Sen Song らのシミュレーション^{1,5)}では、入力数 1000 と入力数が多いものとなっていた。入力数が多い場合、神経細胞の自立発火を模したランダム入力により、平均の膜電位が静止膜電位より高くなる傾向にあり、パルスを出力しやすくなるということがある。このことから、入力数が少なくても T. P. Vogels らのシミュレーションのように抑制性入力が興奮性入力にバランスをとるように学習が行われるかについても確認する必要があると思われる。また、学習の傾向について調べるには対象をより単純化したほうがよいと思われる。

そこで、本論文では、学習の傾向を調べるために、入力数を減らした LIF モデルでの興奮性、抑制性シナプスの STDP 学習のシミュレーションを行い、考察を行った。具体的には、まず、入力数の違いによる膜電位変化の違いについてシミュレーションを行い、考察を行った。次に、興奮性シナプスの結合荷重を固定した状態で、T. P. Vogels らのシミュレーションのように抑制性入力が興奮性入力にバランスをとるように学習が行われるかについて確認をし、興奮性の STDP 学習に用いられるタイムウィンドウ関数とその左右を反転したものを用いた場合のシミュレーションを行い、考察を行った。興奮性の STDP 学習のシミュレーションについては、抑制性シナプスの結合荷重に分布を持たせた状態で固定し、シミュレーションを行い、考察を行った。

2 シミュレーションモデル

ここでは、本論文で用いた LIF モデルおよび STDP 学習について述べる。LIF モデルについては、T. P. Vogels らのシミュレーション⁵⁾と同様のものを用いた。興奮性シナプスの STDP 学習については、Sen Song らのシミュレーション¹⁾を参考に、よく用いられるウィンドウ関数を微分系にしたものを用いることとした。抑制性シナプスの STDP 学習については、興奮性の STDP 学習に用いられるタイムウィンドウ関数とその左右を反転したものを用いた場合のシミュレーションでは、興奮性シナプスの STDP 学習と同様の手法を用い、それ以外は T. P. Vogels らのシミュレーション⁵⁾と同様のものを用いた。

2.1 ニューロンモデル

以下にLIFモデルの膜電位の式を示す。

$$\tau \frac{dv(t)}{dt} = (V^{rest} - v(t)) + (g^E(V^E - v(t)) + g^I(V^I - v(t)) + I_b) \times \frac{1}{g^{leak}} \quad (1)$$

ここで、 τ は膜電位の時定数、 $v(t)$ は膜電位、 V^{rest} は静止膜電位、 g^E 、 V^E は興奮性入力によるコンダクタンスと反転電位、 g^I 、 V^I は抑制性入力によるコンダクタンスと反転電位、 g^{leak} は漏れコンダクタンス、 I_b はバイアス電流である。ニューロンの出力は以下に示すように膜電位が閾値 θ を越えたときにパルスを出し、膜電位が静止膜電位に戻るものとなっている。

$$o(t) = \begin{cases} 1 & v(t) \geq \theta \\ 0 & v(t) < \theta \end{cases} \rightarrow v(t) = V^{rest} \quad (2)$$

興奮性、抑制性コンダクタンスは入力により変化し、以下の式によって決定される。

$$g^E \rightarrow g^E + \Delta g^E \quad (3)$$

$$g^I \rightarrow g^I + \Delta g^I \quad (4)$$

$$\Delta g^E = \overline{g^E} \sum_j W_j^E x_j \quad (5)$$

$$\Delta g^I = \overline{g^I} \sum_j W_j^I x_j \quad (6)$$

ここで、 $\overline{g^E}$ 、 $\overline{g^I}$ は興奮性、抑制性のコンダクタンス係数、 W_j^E 、 W_j^I は興奮性、抑制性の結合荷重、 x_j は入力である。学習の際には、結合荷重 W_j^E 、 W_j^I に対して行われることになる。また、興奮性、抑制性コンダクタンスは以下に示すように時間変化し、入力がない状態が続くと0に収束するようになっている。

$$\tau_E \frac{dg^E}{dt} = -g^E \quad (7)$$

$$\tau_I \frac{dg^I}{dt} = -g^I \quad (8)$$

ここで、 τ_E 、 τ_I は興奮性、抑制性コンダクタンスの時定数である。

2.2 学習則

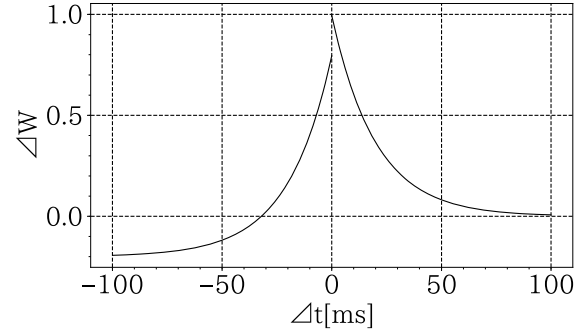
2.2.1 抑制性シナプス

抑制性の結合荷重のSTDP学習は以下の式によって行われる。

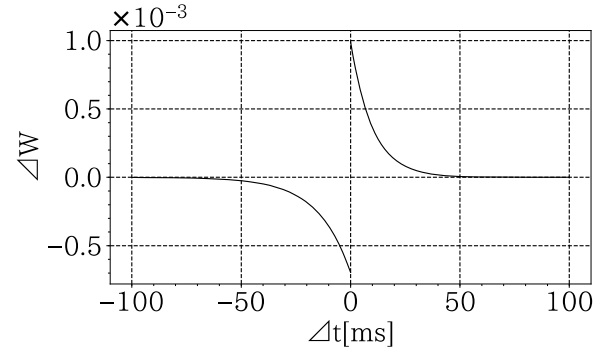
$$W_j^I \rightarrow W_j^I + \eta \Delta W_j^I \quad \Delta t_j \geq 0 \quad (9)$$

$$W_j^I \rightarrow W_j^I + \eta(\Delta W_j^I - \alpha) \quad \Delta t_j < 0 \quad (10)$$

ここで、 $\Delta t_j = t_{post} - t_{prej}$ であり、 t_{post} はニューロンがパルスを出した時刻、 t_{prej} はj番目の入力にパルスがきた時刻を表す。 ΔW_j^I は、入力および出力のたびに $\Delta W_j^I \rightarrow \Delta W_j^I + 1$ されるものとなっており、次の式で示されるタイムウィンドウ関数をあらわす微



(a) Inhibitory



(b) Excitatory

Fig.1 STDP time window function

分方程式によって変化する。

$$\tau_{I1} \frac{d\Delta W_j^I}{dt} = -\Delta W_j^I \quad (11)$$

ただし、 ΔW_j^I は、 $\Delta t_j > 0$ についてはそれぞれの入力に計算され、 $\Delta t_j < 0$ については入力に関係なく1つの変数によって計算される。Fig.1(a)にその形状を示す。抑制性の結合加重は学習により減少しても $W_j^I \geq 0$ とし、負にならないようにした。また、本論文では、タイムウィンドウ関数による学習の違いを見るために、次に述べる興奮性シナプスの学習におけるタイムウィンドウ関数(Fig.1(b))とその左右を入れ替えたものも抑制性シナプスの学習に用いた。

2.2.2 興奮性シナプス

興奮性結合荷重の学習において、STDP学習とタイムウィンドウ関数は、以下の式がよく使われる。

$$W_j^E \rightarrow W_j^E + \eta \Delta W_j^E \quad (12)$$

$$\Delta W_j^E = \begin{cases} A_{E1} \exp\left(-\frac{\Delta t_j}{\tau_{E1}}\right) & \Delta t_j \geq 0 \\ A_{E2} \exp\left(\frac{\Delta t_j}{\tau_{E2}}\right) & \Delta t_j < 0 \end{cases} \quad (13)$$

ここで、 A_{E1} 、 A_{E2} はタイムウィンドウ関数の係数であり、本論文では学習率に相当すると考える。 τ_{E1} 、 τ_{E2} は時定数である。Fig.1(b)にその形状を示す。式(13)は Δt_j の関数になっており、入力パルス列と出力パルスの関係性を考えて、本論文では抑制性の結合荷重のSTDP学習と同様な次のような微分方程式

に従うように学習を行った。

$$W_j^E \rightarrow W_j^E + A_{E1} \Delta W_{1j}^E \quad \Delta t_j \geq 0 \quad (14)$$

$$W_j^E \rightarrow W_j^E - A_{E2} \Delta W_{2j}^E \quad \Delta t_j < 0 \quad (15)$$

$$\tau_{E1} \frac{d\Delta W_{1j}^E}{dt} = -\Delta W_{1j}^E \quad \Delta t_j \geq 0 \quad (16)$$

$$\tau_{E2} \frac{d\Delta W_{2j}^E}{dt} = -\Delta W_{2j}^E \quad \Delta t_j < 0 \quad (17)$$

ただし、興奮性の結合荷重は学習により減少しても $W_{ij}^E \geq 0$ とし、負にならないようにした。また、抑制性結合と同様に、入力および出力のたびに $\Delta W_j^E \rightarrow \Delta W_j^E + 1$ されるものとなっている。

3 シミュレーション

ここでは、本論文で行ったシミュレーション及び、その結果について述べる。T. P. Vogels らのシミュレーション⁵⁾では、興奮性、抑制性入力をそれぞれ 8 つのグループに分け、興奮性は 1 グループ 100 入力、抑制性は 1 グループ 25 入力の合計 1000 入力としていたが、本論文では興奮性 8 入力、抑制性 8 入力の合計 16 入力とした。シミュレーションに用いた各パラメータを Table1 に示す。LIF モデルおよび抑制性の STDP 学習のパラメータは、T. P. Vogels らのシミュレーションを参考にしたが、本論文では入力数が少ないことから、 \bar{g}^E 、 \bar{g}^I は T. P. Vogels らのシミュレーションより大きな値に設定した。また、神経細胞は一度パルスを出せば、一定の期間はどのような入力も出力しないという絶対不応期を持っており、本論文では 5[ms]とした。興奮性の STDP 学習のパラメータに関しては、時定数 τ_{E1} 、 τ_{E2} については、Li I. Zhang らの生理学的実験結果によるグラフを参考に決定した⁸⁾。 A_{E1} 、 A_{E2} に関しては Sen Song らの論文⁹⁾において $A_{E2}\tau_{E2} > A_{E1}\tau_{E1}$ と設定することによって学習が安定しやすいと記述があることからそれを参考に決定した。

次に、入力について述べる。T. P. Vogels らのシミュレーションでは、グループ単位で興奮性と抑制性でペアを作り、ポアソン過程に従う 1 秒間に 5 回のランダムな背景入力と感覚系の入力を模倣するような入力の組み合わせを加えていたが、本論文では学習の傾向を探るためにより簡単な入力とした。具体的には、シミュレーション時間は 3600[s]とし、興奮性と抑制性の入力ペアを作り、ポアソン過程に従う 1 秒間に 5 回のランダムな背景入力とランダムに選んだペアに対して、100[ms]の間、25[Hz]の入力を順に加えるようにした。T. P. Vogels ら⁵⁾も述べてい

Table 1 Parameter setting of simulation

LIF neuron model	
Resting potential V^{rest}	-60[mV]
Time constant τ	20[ms]
Reversal Potential V^E	0 [V]
Reversal Potential V^I	-80[mV]
Leak conductance g^{leak}	10[nS]
Threshold θ	-50[mV]
Bias current I_b	0 [A]
Excitatory conductance \bar{g}^E	14[nS]
Inhibitory conductance \bar{g}^I	8.75[nS]
Time constant τ_E	5[ms]
Time constant τ_I	10[ms]
STDP learning of inhibitory synapse	
Time constant τ_{I1}	20[ms]
Learning parameter α	0.2
Learning ratio η	0.0001
STDP learning of excitatory synapse	
Time constant τ_{E1}	10[ms]
Time constant τ_{E2}	15[ms]
Parameter A_{E1}	0.001
Parameter A_{E2}	0.0007

るように、一般的に興奮性結合を作る神経細胞と抑制性結合を作る神経細胞は別であり、同じ系統の入力でも抑制性結合は、抑制性神経細胞を介しての入力となることから、抑制性入力は興奮性入力に対して遅延が起こることになる。そこで、本論文では、抑制性入力を興奮性入力に対して 5[ms]の遅延をもって入力した。また、シミュレーションの際には、データを取るために、初期の 0~4.8[s]、中盤の 900~904.8[s]、最後の 3595.2~3600[s]の間は学習を止め、1 番目のペアから順番に 100[ms]の間、25[Hz]の入力を繰り返し加えた。

興奮性と抑制性の学習を行わないほうの結合荷重は、結合荷重に分布を持たせるために特に断らない限り、T. P. Vogels らのシミュレーションを元に以下の式に従って決定した。

$$W_i = 0.3 + \frac{1.1}{(1+|K-P|)^4} + \xi \quad (18)$$

ここで、 $K \in [1,8]$ は入力ペアを表し、 P は結合荷重の分布のピークを表す。 ξ は[0, 0.1]の乱数である。本論文では、 $P = 3$ とした。Fig.2 に結合荷重の例として 10 回生成した際の箱ひげ図を示す。シミュレーションは、入力数の違いを見るための膜電位の変化のシミュレーション以外は、試行を 10 回行い、その試行平均について考察を行った。また、T. P. Vogels ら

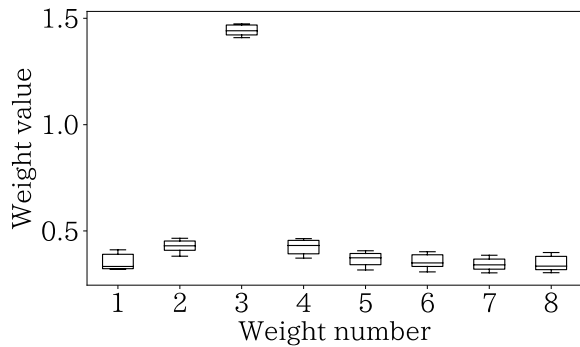
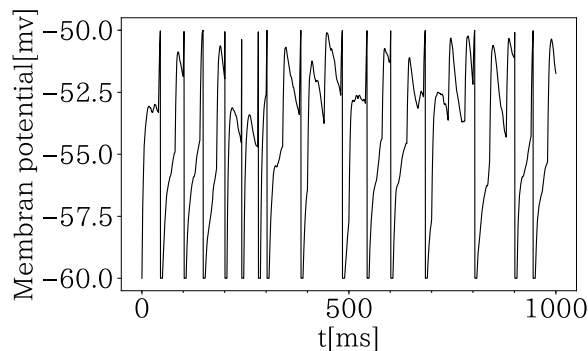
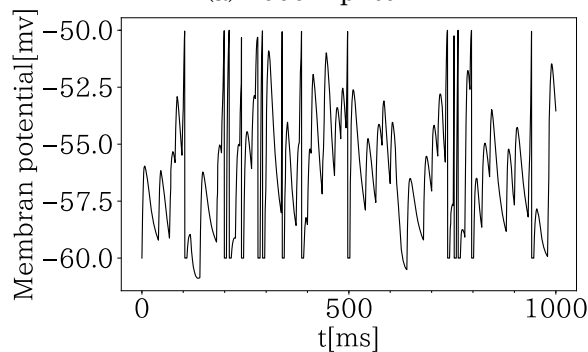


Fig.2 Box-and-whisker plot of weights example



(a) 1000 inputs



(b) 16 inputs

Fig.3 Difference of inputs

は興奮性と抑制性がバランスをとる様子を興奮性と抑制性の入力によるシナプス電流を用いて示しているが、本論文では学習の傾向を知るために結合荷重に注目するようにした。

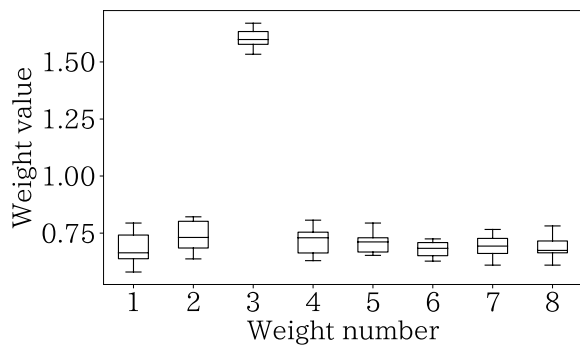
3.1 入力数の違いによる膜電位変化

入力数の違いによる LIF モデルの動作の違いを見るために、入力数が 1000 の場合と 16 の場合の比較を行った。興奮性の結合荷重は式 (18) に従い生成し、抑制性の結合荷重は $[0, 0.2]$ のランダムな値とした。入力数が 1000 の場合については、 \bar{g}^E 、 \bar{g}^I はそれぞれ T. P. Vogels らのシミュレーションと同じ、 $140[\text{pS}]$ 、 $350[\text{pS}]$ とした⁵⁾。Fig.3 にそのシミュレーション結果を示す。Fig.3 で、膜電位が $-50[\text{mV}]$ に達しているところは、LIF モデルが出力パルスを出し

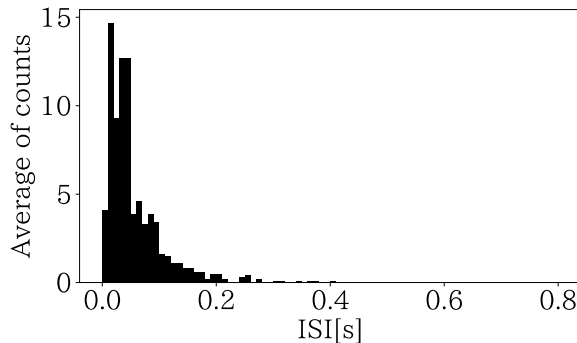
たことを示す。結果を見てわかるように入力数により膜電位変化に異なる傾向があることがわかった。入力数が 1000 の場合は、出力パルスを出していないところでも平均的に高い値を維持しているのに比べ、入力数が 16 の場合は平均的に膜電位が低い値となっている。膜電位が静止膜電位より高い値をとるのは、背景入力による影響であり、1000 入力についてはコンダクタンスが低いとはいえ、ランダムに多数の入力があることにより高い状態を維持していると考えられる。このことにより、ちょっとした入力に対してもニューロンが反応しやすくなっていると考えられる。一方、入力数が 16 の場合はコンダクタンスが 1000 入力の場合より高いことにより、平均的な膜電位が低くなっており、出力パルスの数が少なくなっているが、入力に対して反応しやすくなっていると考えられる。この結果から、STDP 学習は入力と出力のパルスの時間差によって学習が行われることから、入力数が少なくても問題ないと考えられる。

3.2 抑制性シナプスの STDP 学習

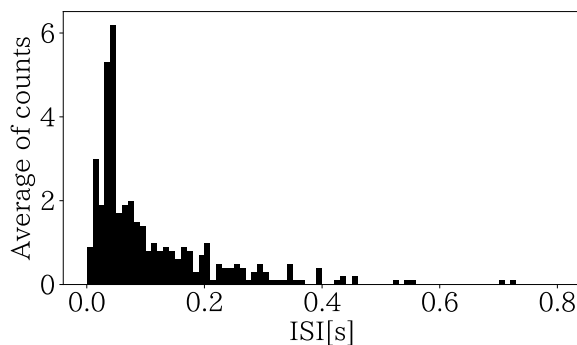
まず、興奮性結合荷重を固定して、入力数が少ない場合でも抑制性結合荷重が興奮性とバランスをとるように学習が行われるかどうかのシミュレーションを行った。抑制性結合荷重の初期値は $[0, 0.2]$ のランダムな値とし、タイムウィンドウ関数は Fig.1(a) のものを用いた。そのシミュレーション結果を Fig.4 に示す。Fig.4(a) はシミュレーションの終了時の抑制性結合荷重の箱ひげ図であり、Fig.2 と比較してわかるように、学習によって興奮性結合荷重と同様な形状になっており、興奮性入力とバランスをとるように学習が進んでいることがわかる。先に述べたように、T. P. Vogels ら⁵⁾は興奮性と抑制性がバランスをとる様子を興奮性と抑制性の入力によるシナプス電流を用いて示しているが、シナプス電流は入力におけるコンダクタンスと結合荷重によって決まることから、結合荷重でもバランスをとるように学習が行われることの確認が取れると考えられる。また、Fig.4(a) は 10 回の試行回数による箱ひげ図であり、結果のばらつきも少なくなっていることが見てとれる。Fig.4(b)、(c) は、ビン幅 $10[\text{ms}]$ としたときの平均 Inter-Spike-Interval (ISI) ヒストグラムである。Fig.4(b) はシミュレーションの初期で、Fig.4(c) は最後のものである。シミュレーションの初期では、興奮性結合荷重の値が高い 3 番目の入力に $25[\text{Hz}]$ の一定間隔の入力が来た際によく反応するため、 $25[\text{Hz}]$ の周期 $40[\text{ms}]$ のあたりの値が高くなっているが、最後には抑制性結合荷重が興奮性結合荷重に



(a) Inhibitory weights after simulation



(b) ISI histogram (t=0~4.8[s])



(c) ISI histogram (t=3595.2~3600[s])

Fig.4 Simulation result of inhibitory learning

対してバランスをとるように学習が行われていることから値が小さくなっていることがわかる。また、3番目の結合荷重以外にも初期値より、高くなっていることもあり、40[ms]以外のところも値が低くなっており、学習により興奮性結合荷重の分布に従った入力によく反応するようになるということが見てとれると思われる。

次に、タイムウィンドウ関数を Fig.1(b)の興奮性のもので変更してシミュレーションを行った。結果としては、抑制性入力が遅延をもって入力していることと、タイムウィンドウ関数の形状からもわかるように、結合荷重はシミュレーションの初期から減少する方向に学習が進み、最終的には平均して、0.005より小さな値となった。特に、3番目の結合荷重は、興奮性結合荷重が高いことからほぼ0となった。STDP学習は、入力と出力のパルスタイミング

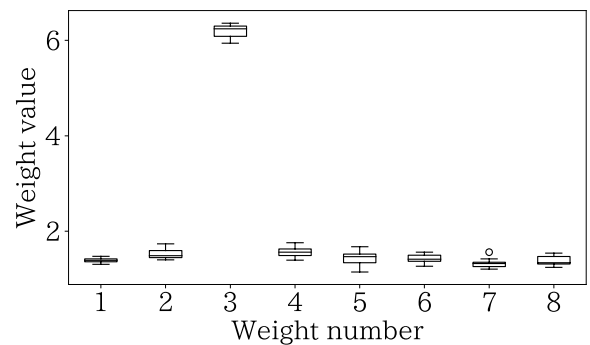


Fig.5 Inhibitory weights after simulation using Flip horizontal of excitatory time window function

に依存して学習が行われることから、抑制性入力のみ入力頻度を高くすれば1つ目の出力パルスの次の出力パルスに対してはタイミング差が正となるのではないかと思い、シミュレーションを行ったが、傾向は変わらなかった。これは、抑制性入力頻度が高いことにより出力が出にくくなったのと、出力パルスに近い入力の影響が強かったためかと思われる。そこで、出力パルスは膜電位変化の結果であり、入力と同時に出力されるものではないことから、入力頻度を元の値に設定して、抑制性入力の遅延を0[ms]にしてシミュレーションを行ったところ、Fig.4(a)のような形状の結果が得られた。しかしながら、3番目の結合荷重の平均値が2.0付近となり、その他の結合荷重の平均値は0.5以下と3番目の結合荷重の値との差が大きくなった。これは、Fig.1(a)と(b)を比較した際、(a)の0付近の負側の値が、(b)の0付近の正側の値より若干小さいためだと思われる。

次に、Fig.1(b)の興奮性のタイムウィンドウ関数の左右を入れ替えたものを使ってシミュレーションを行った。その結果を Fig.5 に示す。結果としては、Fig.4(a)と同様な傾向が得られたが、全体的に結合荷重の値が大きなものとなってしまった。これは、Fig.4(a)のシミュレーションに比べて学習による結合荷重の修正量が多いことによるものと思われる。抑制性入力が遅延を持たしたかたちで入力を加えていることから、入力と出力時間差が負となり学習の進行の傾向としては、Fig.4(a)と同様の傾向がみられた。しかしながら、1回の結合荷重の修正における修正量によって結合荷重の値に差が出ることから、パラメータの調整が重要であるということがわかった。

これまでの結果と STDP 学習の式よりわかるように、STDP 学習は入力と出力のパルスタイミングの差によってのみ結合荷重を修正することから、結

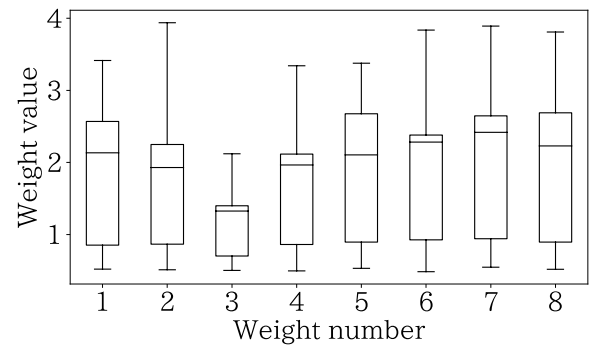
合荷重の修正が増加もしくは減少の一方に傾くと際限なく修正されてしまう。ある一定のところ、増加と減少のバランスがとれるようになれば良いが、様々な入力と出力となる状況でSTDPによる学習が行われることを考えるとそれはあまり期待できないかと思われる。抑制性に関しては結合荷重が増加すると出力パルスが出づらくなる状況になるので、ある程度は増加が抑制されるとは思われるが、完全に増加が止まる状況にはならないと思われる。このことから何らかの制約が必要かと思われる。

また、興奮性のタイムウィンドウ関数で遅延を0[ms]としたシミュレーションでは、抑制性の遅延の影響が大きいということがわかった。本論文のシミュレーションでは、入力は一定周期の決まった間隔の入力であった。実際の生体における神経細胞は1つ1つ個体差があると考えられ、その神経細胞の周りの神経細胞の様々な影響も受けると考えられ、入力側の神経細胞のパルスにばらつきがあると考えられる。T. P. Vogelsらのシミュレーション⁹⁾でも、背景入力以外の入力もポアソン過程に従った入力としていたことから、興奮性のタイムウィンドウ関数を使った場合についても一定周期の入力ではなく、周期にばらつきがある入力を加えた場合についても考察する必要があると思われる。

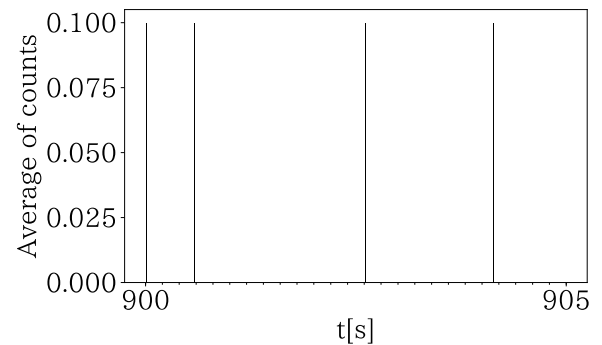
3.3 興奮性シナプスのSTDP学習

ここでは、抑制性の結合荷重を固定した状態で、興奮性シナプスのSTDP学習を行った結果について述べる。先にも述べたように、Sen Songら¹¹⁾は抑制性結合を、分布を持たないかたちの一定の値でシミュレーションを行ったが、本論文では抑制性シナプスのシミュレーションの時と同様に、抑制性シナプスの結合荷重は式(18)に従った分布を持たせた値を用いた。

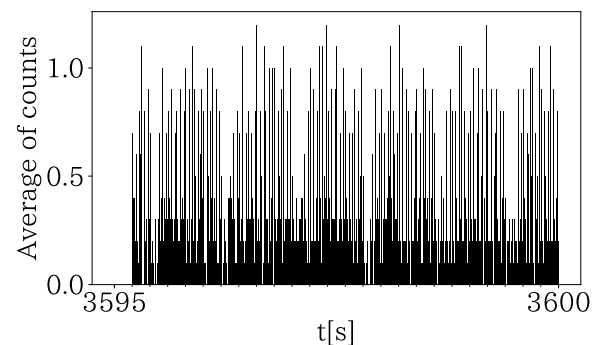
STDP学習は出力が出ないと学習が起こらないことから、興奮性の初期の結合荷重は、抑制性より高い値である $0.3 + [0, 0.2]$ のランダムなどの様々な初期値でシミュレーションを行った。興奮性のSTDP学習においては、結合荷重の初期値に対してかなり敏感な結果となってしまった。同じ設定条件でも、結合荷重が極端に大きくなる場合やまったく学習が起こらない時があった。これは、ランダムに設定される結合荷重の初期値と入力もランダムに決定されることによる影響かと考えられる。また、一度出力パルスが出始めると一気に学習が進むと考えられ、かなり入力状況に対しても敏感であると思われる。Sen Songらのシミュレーション¹¹⁾では、興奮性結合荷重は上限値を決めてシミュレーションを行ってお



(a) Excitatory weights after simulation



(b) PSTH($t=900\sim 904.8$ [s])



(c) PSTH($t=3595.2\sim 3600$ [s])

Fig.6 Simulation result of excitatory learning

り、Sen Songらのシミュレーションにおいても、学習後の値は上限値付近もしくは0付近になるという結果がほとんどであった。しかしながら、生体においては、特定の入力パターンに対して選択性を持つ神経細胞が形成されることから、このような結果は好ましくないと思われる。

Eugene M. Izhikevichは、複数の皮質神経細胞の出力パルス列を再現できるモデルを提案したが、抑制性神経細胞の出力パルス列は興奮性神経細胞よりも高いパルス頻度であった⁹⁾。そこで、抑制性入力のみ入力頻度を高く設定して出力パルスを抑えることができないかと考え、抑制性入力の入力頻度を150[Hz]として、結合荷重の初期値を0.32の一定値に設定してシミュレーションを行った。そのシミュレーション結果をFig.6(a)に示す。シミュレーション結果を見てわかるように、抑制性の入力頻度を高

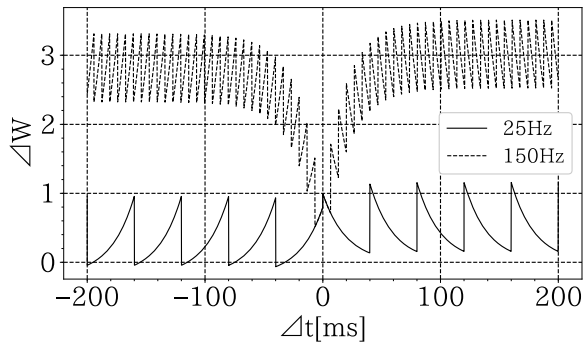


Fig.7 Difference of ΔW between 25[Hz] and 150[Hz] input

く設定しても、結合荷重のばらつきが大きく、高い値も出ている結果となってしまった。ばらつきが大きくなっているが、3番目の結合荷重についてはその他のものに比べて小さくなる傾向がみられた。このことから、抑制性結合荷重のピークを避けるように学習が進むように見られる。抑制性結合荷重が高い場合、そこだけ他に比べて、出力パルスが出にくくなり、結合荷重の増加が抑えられるためと思われる。Fig.6(b)(c)は、 $t=900\sim 904.8$ [s]の時と $t=3595.2\sim 3600$ [s]の時のビン幅 10[ms]の Peri-Stimulus Time Histogram (PSTH)である。ヒストグラムを見てわかるように、シミュレーションの中盤ではほとんど出力パルスが出ていないが、最後にはかなりの出力パルスが頻繁に出ていることがわかる。このことから興奮性の STDP 学習はかなり制御するのが難しいことがわかる。

抑制性入力の入力頻度を高くすることにより、ある程度制御できるように思われるが、興奮性と抑制性の学習を同時に行った場合、入力頻度が高くなることから、抑制性の結合荷重の修正量がかなり大きくなってしまう。入力頻度が 25[Hz]と 150[Hz]の連続パルスが入力された場合の例を Fig.7 に示す。Fig.7 を見てわかるように、約 3 倍ほどの開きがあることがわかる。これは興奮性の場合も同様である。はじめにでも述べたように、生体におけるシナプス可塑性はイオン濃度が関係していると考えられることから、入力頻度により修正量が変わることはこのことを表していると考えられるが、実際の生体内では、イオン濃度については限界値があると考えられ、興奮性、抑制性の STDP 学習ともに、修正量の上限值などを設定する必要があるのではないかと考えられる。

4 おわりに

本論文では、入力数が少ない LIF モデルに対して、

単純な入力パターンに対する抑制性および興奮性結合荷重の STDP 学習を行った際の学習の傾向についての考察を行った。抑制性の STDP 学習では、3つのタイムウィンドウ関数についてシミュレーションを行った。T. P. Vogels らのシミュレーション⁵⁾で用いたタイムウィンドウ関数のシミュレーションでは、入力数が少ない場合は 1000 入力の場合に比べて出力パルスがない時の平均膜電位が低くなったが、入力数が少ない場合も T. P. Vogels らのシミュレーションと同様な傾向がみられた。興奮性の STDP 学習と同様のタイムウィンドウ関数を用いた場合は、抑制性入力遅延の関係から学習が進まないという傾向がみられた。興奮性の STDP 学習と同様のタイムウィンドウ関数の左右を入れ替えた場合のシミュレーションでは、興奮性結合荷重とバランスをとるように学習が進む傾向がみられたが、全体的に結合荷重が大きくなる傾向がみられた。これらの結果から、同条件でシミュレーションを行った場合、タイムウィンドウ関数の違いにより学習の傾向がかなり異なることがわかった。また、本論文では、背景入力以外は一定周期の入力を加えているが、実際の神経細胞の個体差を考慮したかたちで入力の周期にばらつきを持たした場合のシミュレーションについても調べる必要があると考えられる。加えて、パラメータの違いによってもかなりの差が出ることが考えられることから、これらについても調べる必要があると思われる。

興奮性の STDP 学習については、抑制性結合荷重に分布を持たせたかたちでの学習についてのシミュレーションを行った。結果としては、結合荷重の初期値や入力に対して学習の傾向がかなり変わる結果となってしまった。STDP 学習は入力パルスと出力パルスのタイミング差によって行われるが、興奮性の場合一度出力パルスが出始めると急激に結合荷重の増加が起こるといった結果となった。抑制性入力の入力頻度を高く設定して、出力パルスの頻度を抑えるかたちでシミュレーションを行ったが、それでもシミュレーションの終了後には、ばらつきが大きく、値も大きなものとなってしまった。抑制性結合荷重の値が高いところは、興奮性の結合荷重の値が他に比べて抑えられる傾向があった。

これらの結果から、抑制性の STDP 学習は興奮性結合荷重とバランスをとるように学習が進み、出力を抑える効果があると考えられ、興奮性の STDP 学習は抑制性の結合荷重が強いところを多少ではあるが避けるようにして、入力によく反応するように学習すると思われる。興奮性と抑制性を同時に STDP 学習した場合は、これらの学習傾向を合わせたかたち

で学習が進むと考えられるが、STDP学習の特性上、学習を続けることで結合荷重が増加し続ける可能性があることから、何らかの制約条件が必要ではないかと思われる。また、入力頻度の違いによっても結合荷重の修正量が大きく変わることから、これらについても何らかの制約条件が必要ではないかと思われる。

参考文献

- 1) Sen Song, Kenneth D. Miller and L. F. Abbot: Competitive Hebbian learning through spike-timing-dependent synaptic plasticity, *Nature neuroscience*, Vol. 3, No. 9, pp. 919-926, 2000.
- 2) R. R. Borges, F. S. Borges, E. L. Lameu, A. M. Batista, K. C. Iarosz, I. L. Caldas, C. G. Antonopoulos, M. S. Baptista: Spike timing-dependent plasticity induces non-trivial topology in the brain, *Neural Networks*, Vol. 88, pp. 58-64, 2017.
- 3) Julie S. Haas, Thomas Nowotny, and H. D. I. Abarbanel: Spike-Timing-Dependent Plasticity of Inhibitory Synapses in the Entorhinal Cortex, *J. Neurophysiol*, Vol. 96, pp. 3305-3313, 2006.
- 4) T. P. Vogels, R. C. Froemke, N. Doyon, M. Gilson, J. S. Haas, R. Liu, A. Maffei, P. Miller, C. J. Wierenga, M. A. Woodin, F. Zenke and H. Sprekeler: Inhibitory synaptic plasticity: spike timing-dependence and putative network function, *Frontiers in Neural Circuits*, Vol. 7, Article 119, July, 2013.
- 5) T. P. Vogels, H. Sprekeler, F. Zenke, C. Clopath, W. Gerstner: Inhibitory Plasticity Balances Excitation and Inhibition in Sensory Pathways and Memory Networks, *Science*, Vol. 334, No. 16, pp. 1569-1573, December, 2011.
- 6) M. F. ベアー, B. W. コノーズ, M. A. パラディーソ: 神経科学 脳の探求, 西村書店, 2007.
- 7) 甘利俊一, 酒井英雄 編: 脳とニューラルネット, 朝倉書店, 1994.
- 8) Li I. Zhang, Huizhong W. Tao, Christine E. Holt, William A. Harris & Mu-ming Poo: A critical window for cooperation and competition among developing retinotectal synapse, *Nature*, Vol. 395, pp. 37-44, 1998.
- 9) Eugene M. Izhikevich: Simple Model of Spiking Neurons, *IEEE Trans. Neural Networks*, Vol. 14, No. 6, pp. 1569-1572, November, 2003.