

- 修士論文 -

皮質及び視床の神経細胞のデジタル演算回路向  
けモデルとその実装

Cortical and thalamic neuron model for digital  
arithmetic circuit and its implementation

平成 28 年 2 月 4 日提出  
指導教員 河野崇

東京大学工学系研究科  
電気系工学専攻

学籍番号 37-146472  
氏名 名波拓哉

# 概要

近年、シリコン神経ネットワークが著しい注目を集めている。シリコン神経ネットワークはスパイクニューロンモデルとシナプスモデルの微分方程式を解く専用回路によって構築され、ノイマン型コンピュータを用いたシミュレーションと比較して、スパイクニューラルネットワークを超低消費電力かつ高速に実現することができる。そのため、将来人間の脳に相当する大規模なネットワークを実現する手段になると考えられている。

シリコン神経ネットワークでは、Leaky integrate-and-fire モデルや Izhikevich モデル、ionic-conductance モデルなど様々なニューロンモデルが目的に応じて用いられている。その理由として、ニューロンモデルの計算コストと神経活動の再現性のトレードオフが挙げられる。

Pospischil らは、ionic-conductance モデルを用いて視床・皮質における4つのニューロンクラスを再現し注目を集めた。しかし ionic-conductance モデルはニューロンの生物物理学的な構造を踏まえて正確に神経活動再現しているため、計算コストが非常に高く、大規模な実装に向かないという欠点を持つ。そこで本研究では、デジタル演算回路上で効率的に実装することができる Digital Spiking Silicon Neuron (DSSN) モデルを用いて Pospischil らのモデルと同等の再現性を持つモデルを構築することで、デジタル演算回路実装に適した皮質と視床のニューロンモデルを作成した。

本研究では初めに、Pospischil らのモデルの振る舞いの背後にある数理構造を明らかにした。ただし、最大で7変数からなる Pospischil らのモデルを直接数理的に解析するのは難しいため、ionic-conductance モデルの振る舞いを変化させることなく変数を削減する手法である Kepler らの手法を用いて、変数削減モデルを導出し、それに対して数理構造の解析を行った。また、明らかにした数理構造を再現できるように DSSN モデルを拡張し、各クラス毎のパラメータセットを決定した。作成した DSSN モデルは Pospischil らのモデルよりも大幅に計算コストが少なく、同様のニューロンクラスを再現することで知られる Izhikevich モデルよりも高い再現性を持つことが明らかであった。

次に、構築した DSSN モデルの評価手法として、ニューロンのスパイクの時系列データに用いられる統計量である  $C_v$ 、 $L_v$  を導入し、DSSN モデルと Pospischil らのモデルが同等の  $C_v$ - $L_v$  特性を持つことを確認した。

また、Field Programmable Gate Array (FPGA) のシミュレーションツールである xilinx vivado design suit を用いて、構築した DSSN モデルのデジタル回路実装を行った。生成された波形が各クラスの特徴をよく再現していることを確認し、16ニューロンからなる全結合ネットワークの挙動を計測し正常に動作することを確かめた。

# 目次

|                                      |    |
|--------------------------------------|----|
| 第 1 章 序論                             | 3  |
| 1.1 背景                               | 3  |
| 1.2 ニューロン                            | 4  |
| 1.3 シリコンニューロン                        | 4  |
| 1.4 研究の目的                            | 5  |
| 1.5 論文の構成                            | 5  |
| 第 2 章 スパイキングニューロンモデル                 | 6  |
| 2.1 イオンコンダクタンスモデル                    | 6  |
| 2.2 様々な定性的モデル                        | 6  |
| 2.3 I&F-based モデル                    | 8  |
| 2.4 Izhikevich モデル                   | 8  |
| 2.5 DSSN モデル                         | 10 |
| 第 3 章 ニューロンクラス                       | 12 |
| 3.1 Hodgkin 分類                       | 12 |
| 3.2 皮質・視床のニューロンクラス                   | 15 |
| 第 4 章 DSSN モデルの構築                    | 18 |
| 4.1 変数削減モデル                          | 18 |
| 4.2 DSSN モデル                         | 23 |
| 第 5 章 シミュレーション結果                     | 28 |
| 5.1 Pospischil らのモデルと DSSN モデルの波形の比較 | 28 |
| 5.2 $C_V \cdot L_V$                  | 31 |
| 第 6 章 FPGA 実装シミュレーション                | 35 |
| 第 7 章 まとめ                            | 38 |
| 第 8 章 謝辞                             | 39 |
| 第 9 章 発表文献                           | 43 |
| 第 10 章 Appendix                      | 44 |
| 10.1 DSSN モデルのパラメータセット               | 44 |
| 10.2 変数削減モデル                         | 47 |

# 第1章 序論

## 1.1 背景

近年、シリコン神経ネットワークが著しい注目を集めている。シリコン神経ネットワークはスパイクニューロンモデルとシナプスモデルの微分方程式を解く専用回路によって構築され、ノイマン型コンピュータを用いたシミュレーションと比較して、スパイクニューラルネットワークを超低消費電力かつ高速に実現することができる。そのため将来人間の脳に相当する大規模なネットワークを実現する手段になると考えられている。

シリコン神経ネットワークにはアナログ回路かデジタル回路、またはその両方が用いられるが、アナログ回路を用いたものでは1ニューロン当たりの消費電力が数ナノワットになる超低消費電力が実現されている [3][20][23]。しかし、高度な製造技術を必要としたり、温度の変化に弱いといった課題も存在する。一方で、デジタル回路を用いたものは、消費電力こそアナログ回路実装よりも大きくなる傾向にあるが、上記の問題は存在せず、既に大規模なネットワークが実現されている。

Merolla らは、1チップ上に100万個のスパイクニューロンと2億5600万個のシナプスを搭載したデジタルシリコン神経ネットワークを構築した [26]。このASICチップはリアルタイム、非同期で駆動し、消費電力はわずか63mWである。ここで、最も単純なスパイクニューロンモデルの一つである leaky integrate-and-fire モデルが用いられた。このチップはシミュレーションソフトウェア上で学習したシナプス伝達効率をダウンロードすることで、multi-object detection 等のタスクに用いることができる。

デジタルシリコン神経ネットワーク研究ではその安価さと実装の容易さから、field-programmable gate array (FPGA) がよく用いられる。また、FPGA 上に実装されたシリコン神経ネットワークは非常に高い周波数でシミュレーションを行うことができる [6][10][28][35]。Thomas らは Virtex-5 チップ上に、リアルタイムの100倍以上の速さで駆動する、1024個のスパイクニューロンからなる全結合ネットワークを構築した [33]。ここでは、対応するパラメータセットを用いることで、様々な種類のニューロンクラスを再現できる Izhikevich モデル [15] が用いられた。

また、神経系における機能を模倣したシリコン神経ネットワーク研究も存在する。Hill らはイオンコンダクタンスモデルを用いて最も有名な central pattern generators の一つであるヒルの心筋のネットワークを構築した [12]。そして Ambrois らは、Izhikevich モデルをさらに単純化したモデルを用いても、十分に実現できることを明らかにした [25]。

さらに学習に関するものでは、Cassidy らが [4] 神経系において観察されたシナプスの伝達効率の学習則である spike-timing-dependent plasticity [1][24][32] を FPGA 上に効率よく実装した。ここでも Izhikevich モデルが用いられた。また、Li らは [21] 海馬 CA3 野のモデルである連想記憶のタスクを、256個のスパイクニューロンからなる全結合ネットワーク上で実現した。実装には FPGA が用いられ、ニューロンモデルにはデジタル演算回路上で効率的に実装できる Digital Spiking Silicon Neuron モデルが用いられた [19]。ここで、ホジキン分類における Class II が Class I に比べて、より多くのノイズが入った入力データに対しても正しいデータを連想することができることが明らかになった。このように、シリコン神経ネットワーク研究では多様なニューロンモデルが用いられているが、その理由として、神経活動の再現性と計算コストのトレードオフが挙げられる。例えば、

ニューロンを生物物理学的に妥当な形でモデル化したイオンコンダクタンスモデルは多様な神経活動を非常に高い精度で再現することができるが、変数の多さや式の複雑さから計算コストが非常に高くハードウェアでの実装に向いていない。ニューロンの膜電位の外部入力を積分するといった特徴とリーク電流のみに着目したモデルである leaky integrate-and-fire モデルは多様な神経活動を再現できない代わりに、計算コストが非常に低く、大規模な実装によく用いられる。

## 1.2 ニューロン

ニューロンは、細胞体、樹状突起、軸索、シナプスから構成される(図 1.1(a))。細胞膜にはイオンチャネルが存在し  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  イオンが通過する。細胞内と細胞外ではイオンの濃度が異なるため、細胞内は細胞外を基準として約-70mV ほどの負の電位を持ち、これを静置膜電位という。樹状突起を介して他の神経細胞から刺激を受けると、膜電位は脱分極する。そして、膜電位がある閾値を超えるとスパイクが発生する(図 1.1(b))。また、spike frequency adaptation(図 1.1(c)) や、バースト発火(図 1.1(d)) 等の多様な発火特性が存在する。

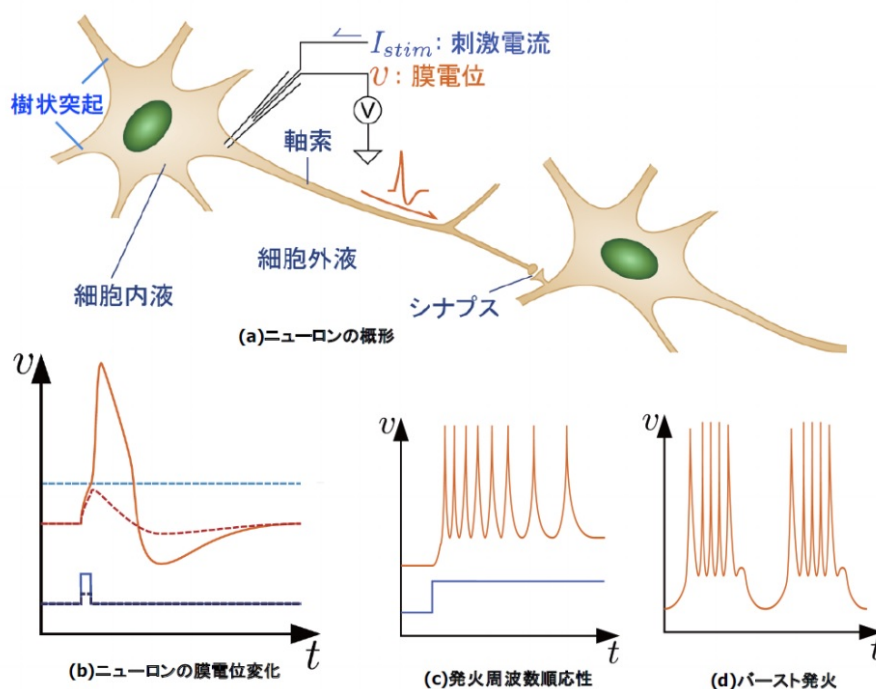


図 1.1: ニューロンの模式図と膜電位の模式図。[18] より引用。

## 1.3 シリコンニューロン

シリコンニューロンとは、前節で述べたニューロンの膜電位の多様な振る舞いを模倣する電気回路である。より具体的には膜電位の振る舞いの数理モデルであるスパイクングニューロンモデルの微分方程式を解く専用回路であるといえる。ニューロンの多様な神経活動において、どの部分が情報処理に用いられているかは未だ明らかになっていない。そのため、各々のスパイクングニューロンモデルが再現している神経活動も大きく異なる。スパイクングニューロンモデルはソフトウェアによるシ

ミュレーションでも同様に神経活動を再現することができるが、電気回路によってハードウェア的に実装することで、消費電力が少なく並列計算を行えるので、人間の脳のように大規模なネットワークを実現する際に有利になると考えられている。

## 1.4 研究の目的

本研究の目的は、デジタル演算回路上で消費回路リソースが少なくスパイクプロセスをリセットで近似しない non-I&F-based モデルを用いて、皮質・視床のニューロンの多様な神経活動を正確に再現することで、デジタル演算回路に加えソフトウェアでの実装にも有用なスパイクングの構築である。

## 1.5 論文の構成

本論文は 10 の章で構成される。まず第 1 章で序論を述べた。第 2 章では、様々なスパイクングニューロンモデルの先行研究を紹介する。第 3 章では、ニューロンクラスについて解説する。第 4 章では、本研究の手法として、皮質・視床の DSSN モデルの構築手法を示す。第 5 章では、第 4 章で構築したモデルのシミュレーション結果を述べる。第 6 章では、第 4 章で構築したモデルの FPGA シミュレーション結果を示す。第 7 章では、本論文のまとめ及び今後の展望について述べる。第 8 章では謝辞を、第 9 章では発表文献を、第 10 章では作成したモデルのパラメータを記載する。

## 第2章 スパイキングニューロンモデル

### 2.1 イオンコンダクタンスモデル

Hodgkin らはイカの巨大軸索の活動電位を計測し、イオンチャネルの振る舞いを微分方程式で記述するイオンコンダクタンス (Hodgkin-Huxley) モデルを構築した。イオンコンダクタンスモデルは以下のように記述される。

$$C \frac{dV}{dt} + I_{ion}(V, W_1, \dots, W_n) = I(t), \quad (2.1)$$

$$\frac{dW_i}{dt} = \phi \frac{[W_{i,\infty}(V) - W_i]}{\tau_i(V)}, \quad (2.2)$$

ここで  $V$  は膜電位を、 $C$  は膜電位のキャパシタンスを、 $I_{ion}$  各イオンチャネルから流れ込むイオン電流の総和を、 $I(t)$  は外部からの刺激電流を表す。そして、状態変数  $W_i$  は各イオンチャネルの開き具合を表す。このようにイオンコンダクタンスモデルは、ニューロンの生物物理学的な構造を踏まえているため非常に正確にニューロンの振る舞いを再現することができる。しかし、イオンコンダクタンスモデルは多くの状態変数を持ち、 $W_{i,\infty}(V)$  や  $\tau_i(V)$  に指数演算を持つため、計算量が非常に多いという問題を持つ。

### 2.2 様々な定性的モデル

そこで、ニューロンの活動における定性的な特徴のみ表現できれば十分であるという観点から、定性的モデルが導出された。タイムスケールの異なる多数の状態変数が存在し、速い変数がすぐに定常状態に落ちる時、機能的に似ていてタイムスケールが近い状態変数同士を結合することで、状態変数の数を減らすことができることが知られている。FitzHugh と南雲は Hodgkin-Huxley モデルを簡略化したものとして FitzHugh-Nagumo モデルを導出した [7]。

$$\frac{dv}{dt} = v - v^3 - w + I_{ext}, \quad (2.3)$$

$$\tau \frac{dw}{dt} = v - a - bw, \quad (2.4)$$

ここで、 $v$  は膜電位を表す変数、 $w$  は不活性化変数、 $I_{ext}$  は外部からの刺激電流を表している。

Morris らは Hodgkin-Huxley モデルと FitzHugh-Nagumo モデルのハイブリッドとして、フジツボの筋繊維をモデル化した、Morris-Lecar モデルを導出した [27]。バースト発火が再現できるよう遅い変数に加えられた Hindmarsh-Rose モデルも導出された [13]。

$$\frac{dx}{dt} = y + \phi(x) - z + I, \quad (2.5)$$

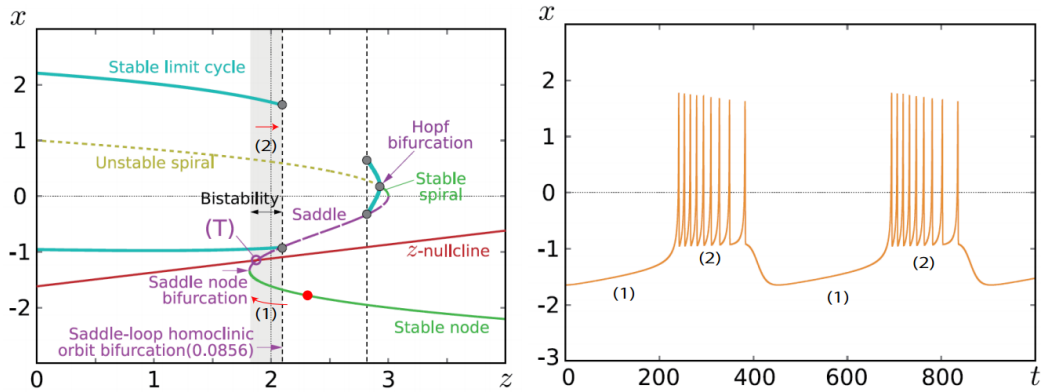
$$\frac{dy}{dt} = \psi(x) - y, \quad (2.6)$$

$$\frac{dz}{dt} = r[s(x - x_R) - z], \quad (2.7)$$

$$\phi(x) = -ax^3 + bx^2, \quad (2.8)$$

$$\psi(x) = c - dx^2, \quad (2.9)$$

ここで、 $x$  は膜電位を表す変数、 $y$  は不活性化変数、 $z$  はバースト発火における遅いダイナミクスを実現する遅い時定数を持つ変数である。Hindmarsh-Rose モデルの  $x$  と  $y$  から成る速い系は、 $q$  をパラメータとして分岐解析を行うと双安定領域が観察される (図 2.1(a))。また、遅いタイムスケールを持つ状態変数  $z$  の働きによって、安定領域を交互に移動することで方形波バーストを生成することができる (2.1(b))。



(a) Hindmarsh-Rose モデルの  $x$ - $z$  平面

(b) 方形波バースト 発火の時系列例

図 2.1: Hindmarsh-Rose モデルの分岐図と波形。[18] より引用。



## 2.3 I&F-based モデル

Leaky integrate-and-fire モデルは最も簡略化されたモデルの一つで、ニューロンの膜電位が外部からの刺激を積分するという性質と、リーク電流を持つという特徴のみに着目してつくられたモデルである。

$$C \frac{dV}{dt} = -\frac{V}{R} + I(t), \quad (2.10)$$

$$\text{if } V > V_{th} \text{ then } V \leftarrow V_{reset}, \quad (2.11)$$

ここで、 $V$  は膜電位に相当する状態変数で、 $-\frac{V}{R}$  はリーク電流の項である。このモデルは  $V$  が  $V_{th}$  を超えたときに  $V_{reset}$  される。このようにスパイクのプロセスをリセットで近似するモデルを I&F-based モデルと呼ぶ。I&F-based モデルは計算コストが非常に少ないというメリットを持つが、一方でスパイクにおける膜電位の最大値が常に等しいといった特徴や、スパイク波形が常に一定であるといった特徴などの、実際のニューロンとは異なる特徴を持つ。その他の I&F-based モデルとしては、指数演算を持つ項を加えたことでよりニューロンに近い波形を生成することができる exponential I&F モデル [8] や、2 変数に拡張したことでバースト発火が再現できる Adaptive exponential I&F モデル [2]、そして様々なニューロンクラスを表現することで知られる Izhikevich モデル [15] が存在する。

## 2.4 Izhikevich モデル

Izhikevich モデルは以下の微分方程式で記述される。

$$\frac{dv}{dt} = 0.04v^2 + 5v + 140 - u + I, \quad (2.12)$$

$$\frac{du}{dt} = a(bv - u), \quad (2.13)$$

$$\text{if } v > 30\text{mV}, \text{ then } \begin{cases} v \leftarrow c \\ u \leftarrow u + d, \end{cases} \quad (2.14)$$

ここで、 $v$  は膜電位に相当する状態変数、 $u$  は  $K^+$  イオン電流や  $Na^+$  イオン電流に相当する状態変数、 $a$ 、 $b$ 、 $c$ 、 $d$  は適切に設定することで様々なニューロンクラスを表現することができるパラメータである。RS、FS、IB、LTS クラスのパラメータを用いてステップ刺激を加えた際の波形を図 2.2 に示す。Izhikevich モデルは比較的少ない計算量で様々なニューロンクラスを再現できるため、ソフトウェア実装、ハードウェア実装の両方でよく用いられる [4][30][33][34]。しかし、例えば IB クラスについてステップ刺激の大きさを変化させていくと、イオンコンダクタンスモデルのものとは大きく異なる波形が得られる (図 2.3)。これは、Izhikevich モデルはリセットをうまく使うことで 2 変数のモデルであるにもかかわらず、本来ならば 3 変数を必要とする神経活動を再現することができるが、IB クラスを正確に表現するには 4 変数を必要とするからである。

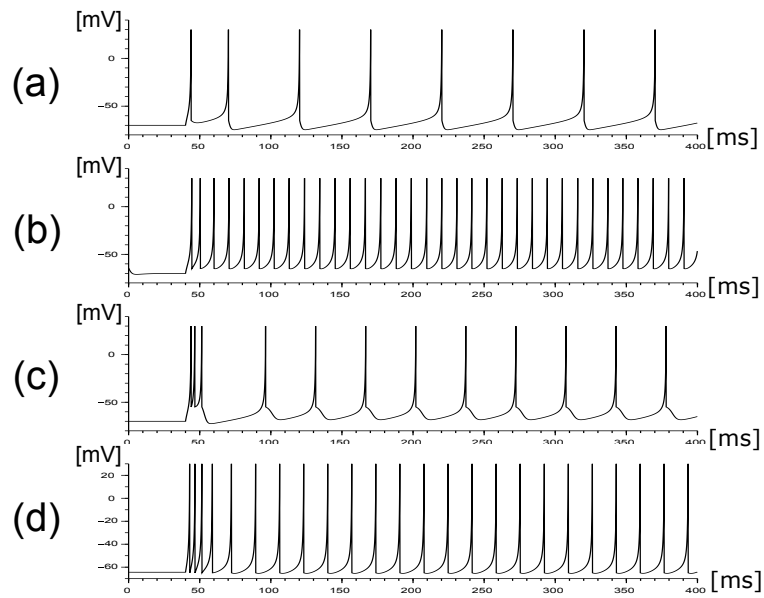


図 2.2: Izhikevich モデルの (a)RS クラス、(b)FS クラス、(c)IB クラス、(d)LTS クラスの波形

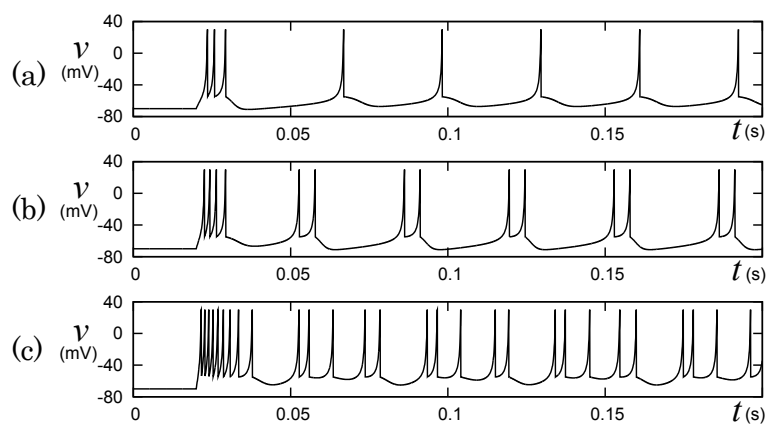


図 2.3: 様々な大きさのステップ刺激を加えた際の IB クラスの Izhikevich モデルの波形

## 2.5 DSSN モデル

FitzHugh-Nagumo モデルや Hindmarsh-Rose モデルはスパイクのダイナミクスを表現するために、膜電位の状態変数の 3 乗の項をもつが、デジタル演算回路上では変数同士の掛算は膨大な回路リソースを消費するという問題が存在する。そこで、河野らは、3 乗の項の代わりに場合分けと 2 乗の項で同等のダイナミクスを実現する DSSN モデルを設計した [19]。河野らによって導出された 2 変数 DSSN モデルは以下の微分方程式から成る。

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\phi}{\tau}(f(v) - n + I_0 + I_{\text{stim}}), \quad (2.15)$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{1}{\tau}(g(v) - n), \quad (2.16)$$

$$f(v) = \begin{cases} a_{fn}(v - b_{fn})^2 + c_{fn} & \text{when } (v < 0) \\ a_{fp}(v - b_{fp})^2 + c_{fp} & \text{when } (v \geq 0), \end{cases} \quad (2.17)$$

$$g(v) = \begin{cases} a_{gn}(v - b_{gn})^2 + c_{gn} & \text{when } (v < r_g) \\ a_{gp}(v - b_{gp})^2 + c_{gp} & \text{when } (v \geq r_g), \end{cases} \quad (2.18)$$

ここで、 $v$  は膜電位に相当する状態変数、 $n$  は不活性化変数、 $a_{fn}$ 、 $a_{fp}$ 、 $c_{fn}$ 、 $c_{fp}$ 、 $a_{gn}$ 、 $a_{gp}$  は  $v$ -nullcline を決定するパラメータ、 $a_{gn}$ 、 $a_{gp}$ 、 $c_{gn}$ 、 $c_{gp}$ 、 $r_g$  は  $n$ -nullcline を決定するパラメータ、 $\tau$ 、 $\phi$  は時定数を決定するパラメータである。2 変数 DSSN モデルは Hodgkin 分類 [14] における Class I と Class II、及び数理構造の特徴をもとに定義された Class I\*[9] を表現することができる。

また、小林ら [17] は、遅いタイムスケールを持つ神経活動を再現するために、線形の微分方程式から成る遅い状態変数を加えた。以下に式を示す。

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\phi}{\tau}(f(v) - n - q + I_0 + I_{\text{stim}}), \quad (2.19)$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{1}{\tau}(g(v) - n), \quad (2.20)$$

$$\frac{dq}{dt} = \frac{\epsilon}{\tau}(v - v_0 - \alpha_q), \quad (2.21)$$

$$f(v) = \begin{cases} a_{fn}(v - b_{fn})^2 + c_{fn} & \text{when } (v < 0) \\ a_{fp}(v - b_{fp})^2 + c_{fp} & \text{when } (v \geq 0), \end{cases} \quad (2.22)$$

$$g(v) = \begin{cases} a_{gn}(v - b_{gn})^2 + c_{gn} & \text{when } (v < r_g) \\ a_{gp}(v - b_{gp})^2 + c_{gp} & \text{when } (v \geq r_g), \end{cases} \quad (2.23)$$

ここで、 $q$  が新たに加えられた遅いタイムスケールを持つ状態変数である。パラメータを適切に設定することで、速い系の分岐構造は双安定領域を持つ (図 2.4)。小林らは、二つの安定領域を軌道が移動し続けるように  $q$  についてのパラメータを調整し square-wave bursting を実現した (図 2.5)。

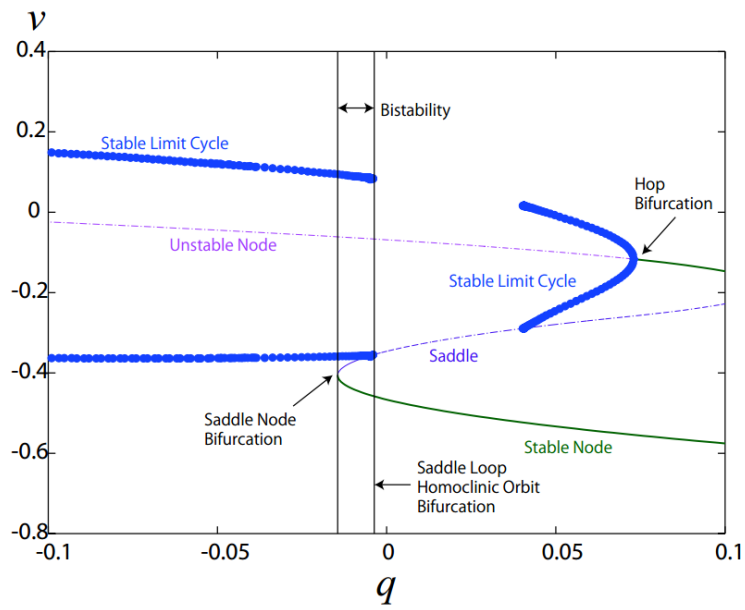


図 2.4: 3 変数 DSSN モデルの分岐構造。[17] より引用。

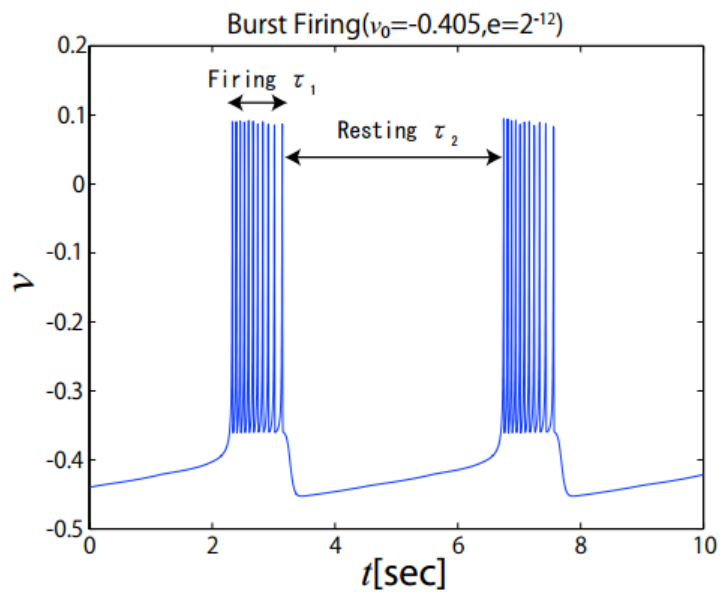


図 2.5: 3 変数 DSSN モデルの分岐構造。[17] より引用。

# 第3章 ニューロクラス

## 3.1 Hodgkin 分類

A. L. Hodgkin は入力刺激の大きさを参加させていった時の発火周波数の遷移の仕方の違いから Hodgkin 分類の Class I、Class II を提案した [14]。図 3.1 に Class I、Class II、Class I\* に対応する DSSN モデルの位相平面を示す。

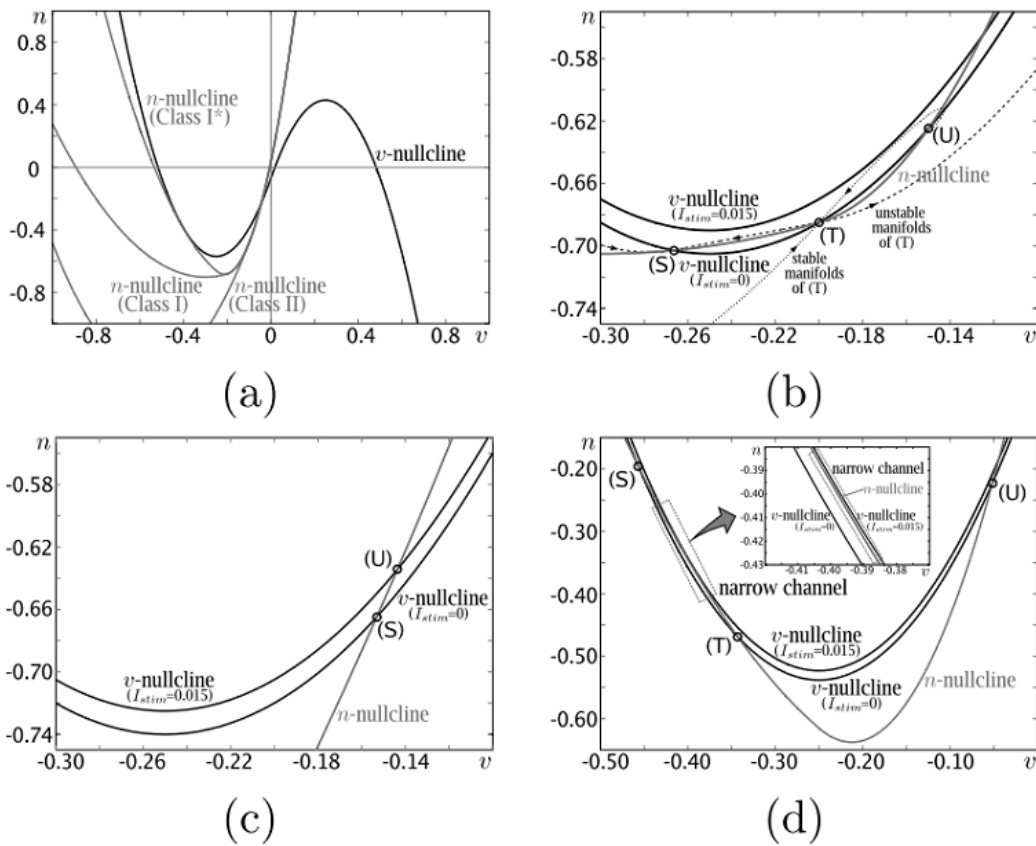


図 3.1: 2 変数 DSSN モデルの位相平面。[19] より引用。

$v$ -nullcline、 $n$ -nullcline はそれぞれ  $\frac{dv}{dt} = 0$ 、 $\frac{dn}{dt} = 0$  になる領域を表しているため、 $v$ -nullcline と  $n$ -nullcline が近接している Class I モードでは非常に遅い軌道含むリミットサイクルが存在する。そのため、Class I モードはサドル・ノード分岐を持ち (図 3.2(a)) 入力刺激を大きくしていったとき、0 に近い任意の周波数で周期発火を行うことができる (図 3.3-A)。一方で、Class II モードは 2 つの nullcline が十分離れているためリミットサイクル上に極端に遅い領域は存在しない。そのため、Class II はホップ分岐を持ち (図 3.2(b))、入力刺激を大きくしていったとき、突然高い周波数で周期発火を

行い始めるという特徴を持つ (図 3.3-B)。Class I\* は Fujji ら [9] によって数理構造の特徴を基に定義された Class I のサブクラスで、ギャップジャンクションによって結合されたネットワークでカオス的な振る舞いを示すことがあるという特徴を持つ。

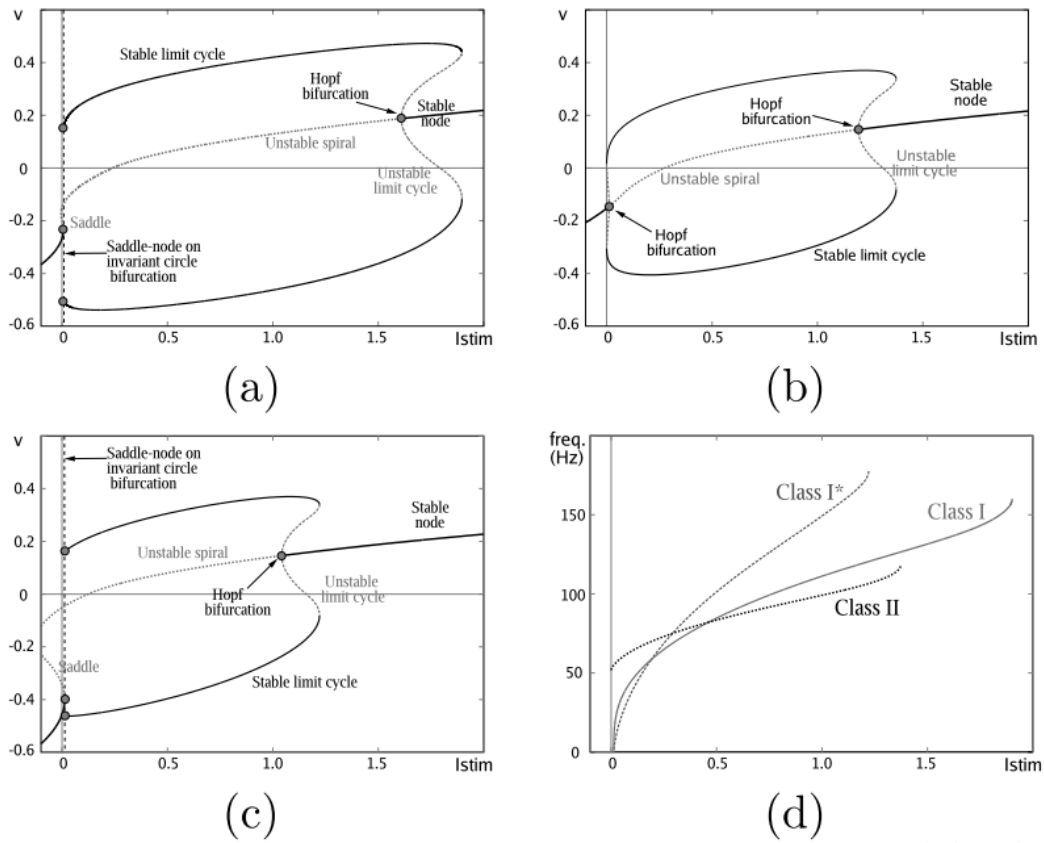


図 3.2: 2 変数 DSSN モデルの分岐構造。[19] より引用。

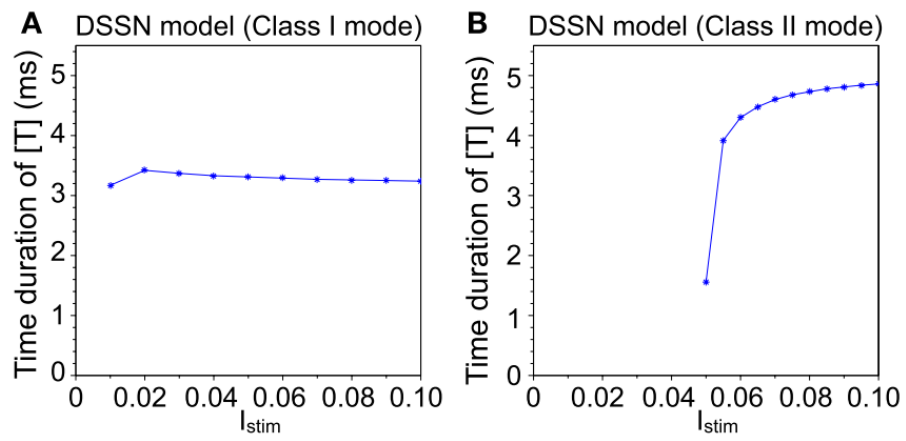


図 3.3: 2 変数 DSSN モデルの周期発火特性。[21] より引用。

## 3.2 皮質・視床のニューロンクラス

他にも、ニューロンはスパイクの特性によっても分類することができる [5][11][22]。Regular spiking(RS) は皮質におけるもっとも典型的なニューロンクラスで、ステップ刺激を加えると始めは高い発火周波数が徐々に低下する spike-frequency adaptation を持つという特徴を持つ (図 3.4)。Fast spiking(FS) は主に抑制性の他のニューロンの発火をシナプスを介して抑制する抑制性ニューロンで、spike-frequency adaptation をほとんど持たないという特徴を持つ (図 3.5)。Intrinsically Bursting(IB) クラスはバースト発火を持つニューロンクラスの一つで、ステップ刺激を加えた直後にバースト発火が発生し、そのあとに単調な発火が続くという特徴を持つ (図 3.6)。Low-threshold spike(LTS) クラスは、興奮性の入力刺激に対しては spike-frequency adaptation を示す。また、抑制性の刺激を十分加えた後に刺激を取り除くとバースト発火をするという特徴を持つ (図 3.7)。

Pospischi らは上記の 4 つのニューロンクラスを再現するイオンコンダクタンスモデルを構築した ([29])。ここで、RS クラスと FS クラスについてはスパイクタイミングの差から成るコスト関数を、シミュレーテッドアニーリングを基にしたパラメータの自動調整手法を用いてパラメータが決定された。

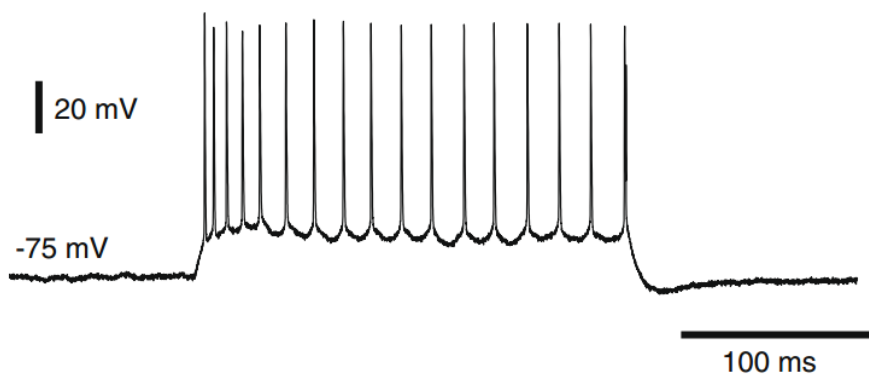


図 3.4: フェレットの視覚野における regular spiking ニューロンから観察された膜電位の波形。参考文献 [29] より引用。



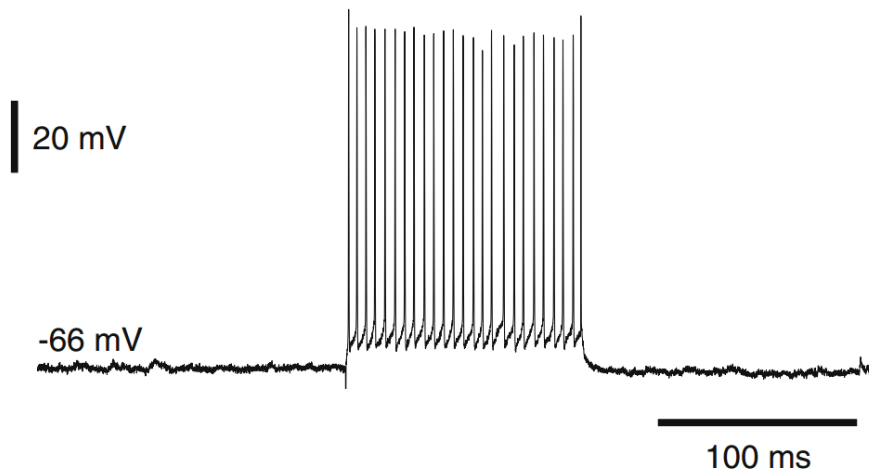


図 3.5: フェレットの視覚野における fast spiking ニューロンから観察された膜電位の波形。参考文献 [29] より引用。

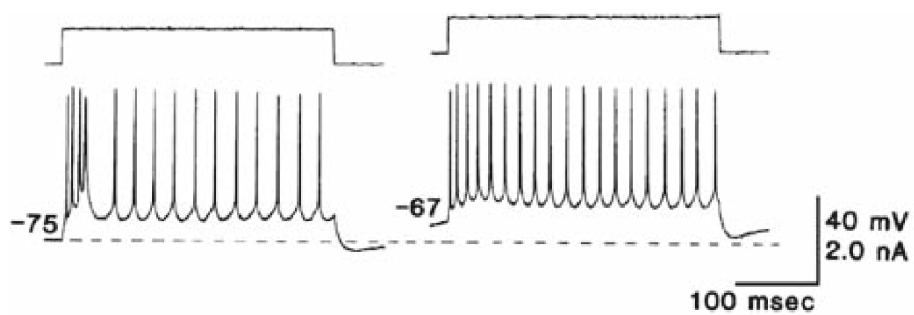


図 3.6: モルモットの体性感覚皮質における intrinsically bursting ニューロンから観察された膜電位の波形。参考文献 [29] より引用。

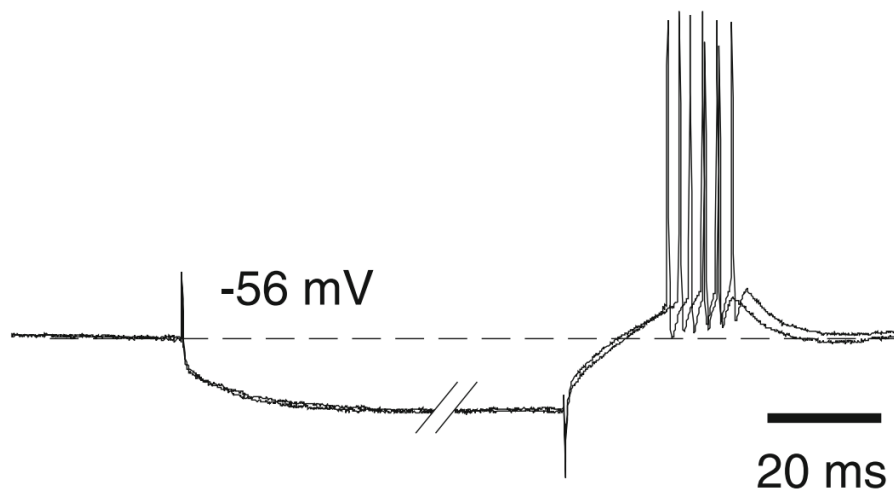


図 3.7: モルモットの前頭部皮質における regular spiking ニューロンから観察された膜電位の波形。  
参考文献 [29] より引用。

## 第4章 DSSNモデルの構築

### 4.1 変数削減モデル

Pospischil らのモデルは最大で7変数から成るため、直接数理構造を観察することは難しい。そこで、Kepler らの手法 [16] に従い、Pospischil らのモデルの変数の内タイムスケールが近いもの同士を結合することで4変数の変数削減モデルを導出し、それに対して位相平面解析や分岐解析を行い数理構造を明らかにした。

イオンコンダクタンスモデルの膜電位の微分方程式は

$$C \frac{dV}{dt} = -I(V, \{x_i\}) + I_{stim}, \quad (4.1)$$

により与えられる。ここで、 $V$  は膜電位、 $C$  はその膜容量、 $I_{stim}$  は刺激電流  $x_i$  は各チャンネルのゲート変数で、 $I(V, \{x_i\})$  は各チャンネルから流れ込むイオン電流の総和である。各ゲート変数の微分方程式は

$$\frac{dx_i}{dt} = k_i(V) \{ \bar{x}_i(V) - x_i \}, \quad (4.2)$$

である。ここで、 $k_i$  は速度定数を決定する関数、 $\bar{x}_i(V)$  は  $x_i$  の  $V$  に対する平衡状態を表す関数である。変数の結合の前準備として、各ゲート変数は次式に従って相当電位  $v_i$  に変換される。

$$v_i = \bar{x}_i^{-1}(x_i), \quad (4.3)$$

これに伴ってイオン電流は

$$F(V, \{v_i\}) = I(V, \{ \bar{x}_i(v_i) \}), \quad (4.4)$$

として定義され、 $v_i$  についての微分方程式は次式で導出される。

$$\frac{dv_i}{dt} = \frac{dx_i}{dt} \frac{dv_i}{dx_i} = k_i(V) \{ \bar{x}_i(V) - \bar{x}_i(v_i) \} \frac{d\bar{x}_i(v_i)}{dv_i} = f_i(V, v_i). \quad (4.5)$$

次に、膜電位  $V$  と相当電位  $v_i$  のうちタイムスケールが近いもの同士に対して、以下の形で微分方程式の右辺を結合し、変数削減モデルを導出した。

$$C \frac{dV}{dt} = -\alpha_0 (F(V, v_x, v_y, v_z) + I_{stim}) \quad (4.6)$$

$$\frac{dv_x}{dt} = \sum_i g_i(V) f_i(V, v_x) \quad (4.7)$$

$$\frac{dv_y}{dt} = \sum_j g_j(V) f_j(V, v_y) \quad (4.8)$$

$$\frac{dv_z}{dt} = \sum_k g_k(V) f_k(V, v_z) \quad (4.9)$$

ここで、 $V$  は膜電位に相当し、 $v_x$  は速いタイムスケールを持つ相当電位  $v_i$  を結合した変数、 $v_y$  は遅いタイムスケールを持つ相当電位  $v_j$  を結合した変数で、 $v_z$  は最も遅いタイムスケールを持つ相当電

# Pospischil's

# reduced

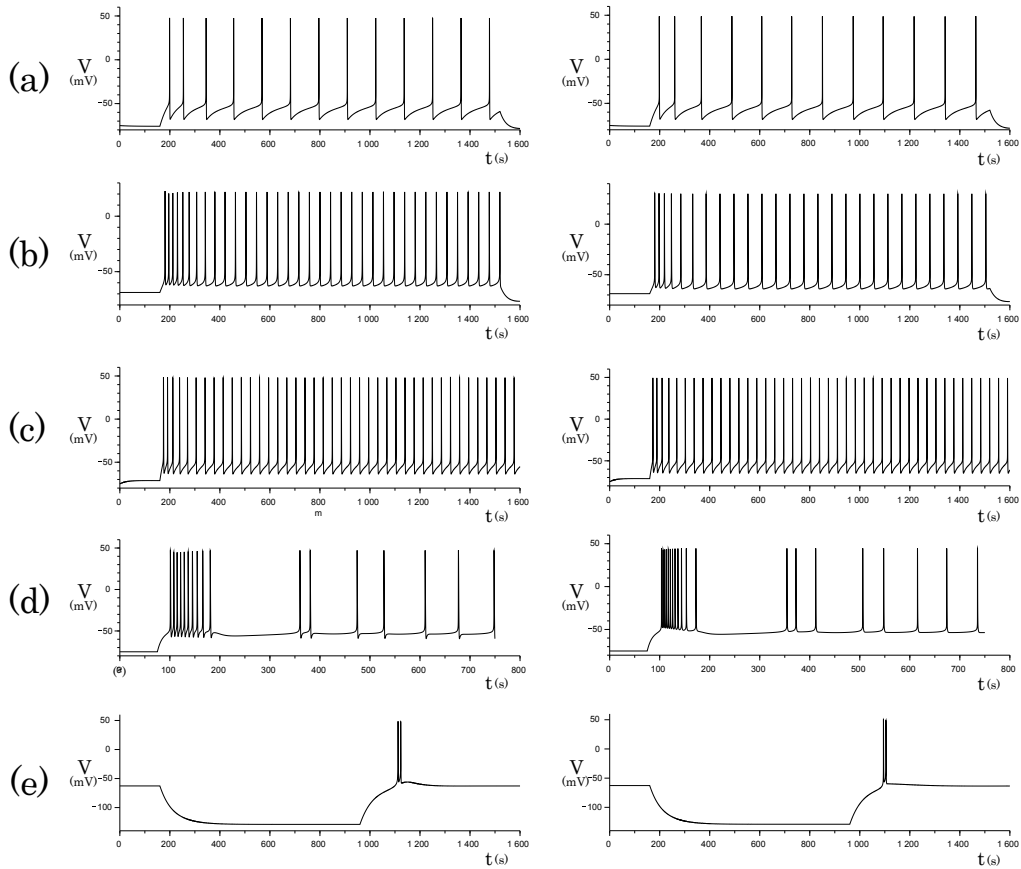


図 4.1: Pospischil らのモデル (左) と変数削減モデル (右) の比較

位  $v_k$  を結合した変数であり IB クラスにのみ存在する。変数削減モデルの全式は appendix に記載する。各ニューロンクラスについて、導出された変数削減モデルが Pospischil らのモデルと同等の振る舞いをすることを確認した (図 4.1)。

次に変数削減モデルの数理構造の解析を行った。RS、FS、LTS クラスについては  $v_y$  を変化させたときの  $V$  と  $v_x$  から成る速い系の構造の変化を調べ  $V$ - $v_y$  平面に投射した分岐図を作成した。分岐図に  $v_y$ -nullcline を重ねたものを図 4.2-4.5 に示す。分岐解析の結果から、RS、FS、LTS クラスはサドル・ノード分岐を持つことが明らかになった。また各クラスの特徴は主に遅い変数のダイナミクスの違いによって実現されていることがわかった。

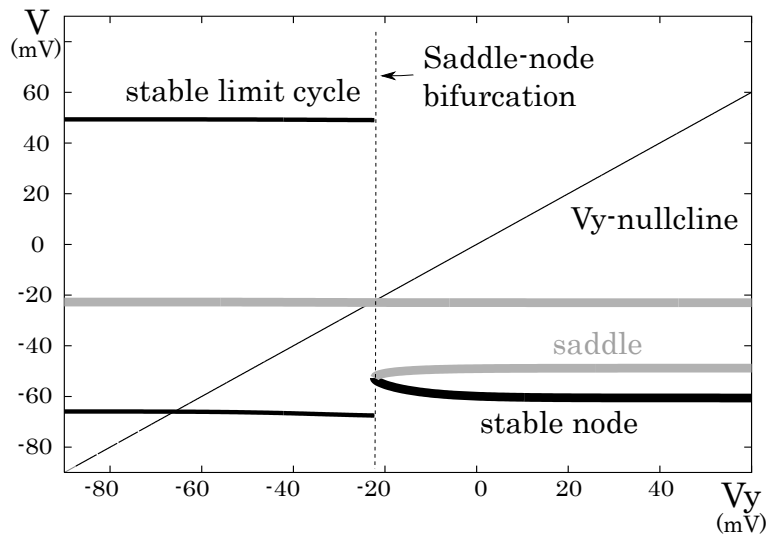


図 4.2: RS クラスの興奮性ニューロンに対応する変数削減モデルの数理構造。

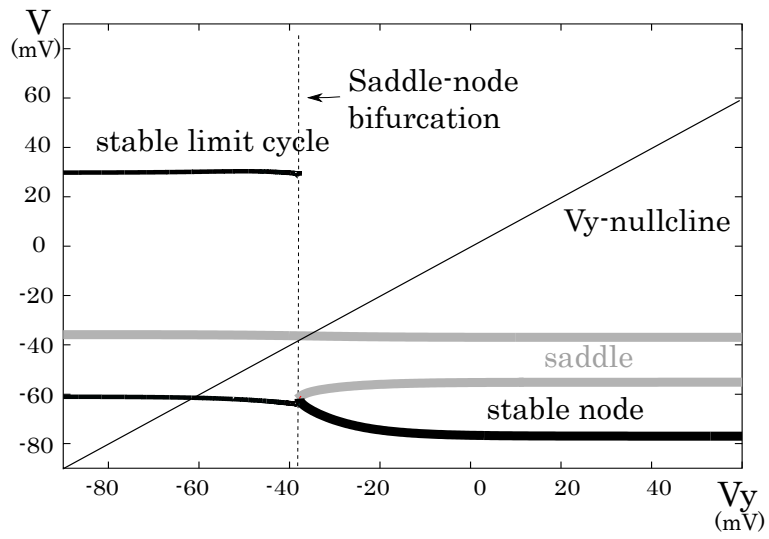


図 4.3: RS クラスの抑制性ニューロンに対応する変数削減モデルの数理構造。

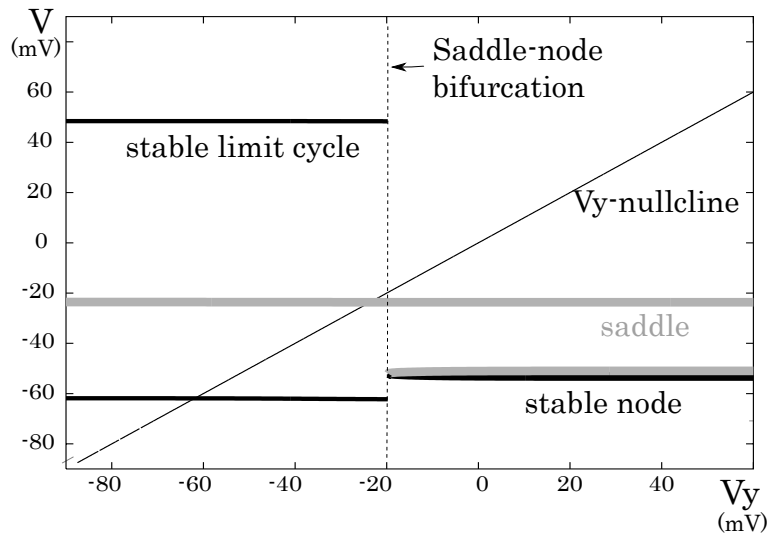


図 4.4: FS クラスのニューロンに対応する変数削減モデルの数理構造。

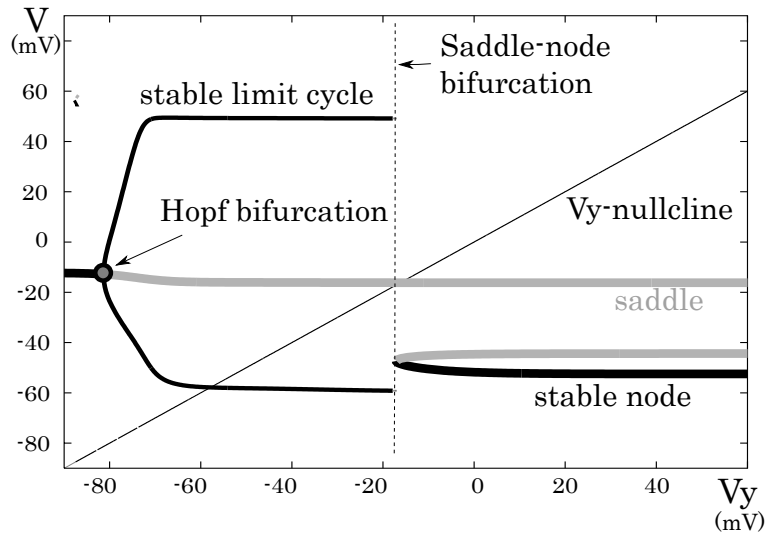


図 4.5: LTS クラスのニューロンに対応する変数削減モデルの数理構造。

また、図 4.6(a) にステップ刺激を加えた際の IB クラスの波形を、図 4.6(b) に最も遅い変数である  $v_z$  の遷移を示す。図から、IB クラスの波形は (i) バースト発火、(ii) 長い静止状態、(iii) 単調な周期発火の 3 つのモードに分類することができる。また IB クラスについては、最も遅い変数である  $v_z$  を固定し、 $v_y$  を変化させたときの  $V$  と  $v_x$  から成る速い系の構造の変化を調べ  $V$ - $v_y$  平面に投射した分岐図を作成した。分岐図に  $v_y$ -nullcline を重ねたものを図 4.6(c)(d) に示す。IB クラスにおいて、 $V_z$  の値が静止電位に近いとき、 $V$ 、 $v_x$  からなる速い系はホモクリニックループ分岐を持ち、安定リミットサイクルと安定ノードから成る双安定領域によって (i) のバースト発火が実現されている。 $v_z$  の値が大きくなるにつれて、安定リミットサイクルが  $v_y$  の負の方向に移動し双安定領域は消滅する。従って、バースト発火は生成されなくなり、代わりに単調な周期発火が生成される (iii)。

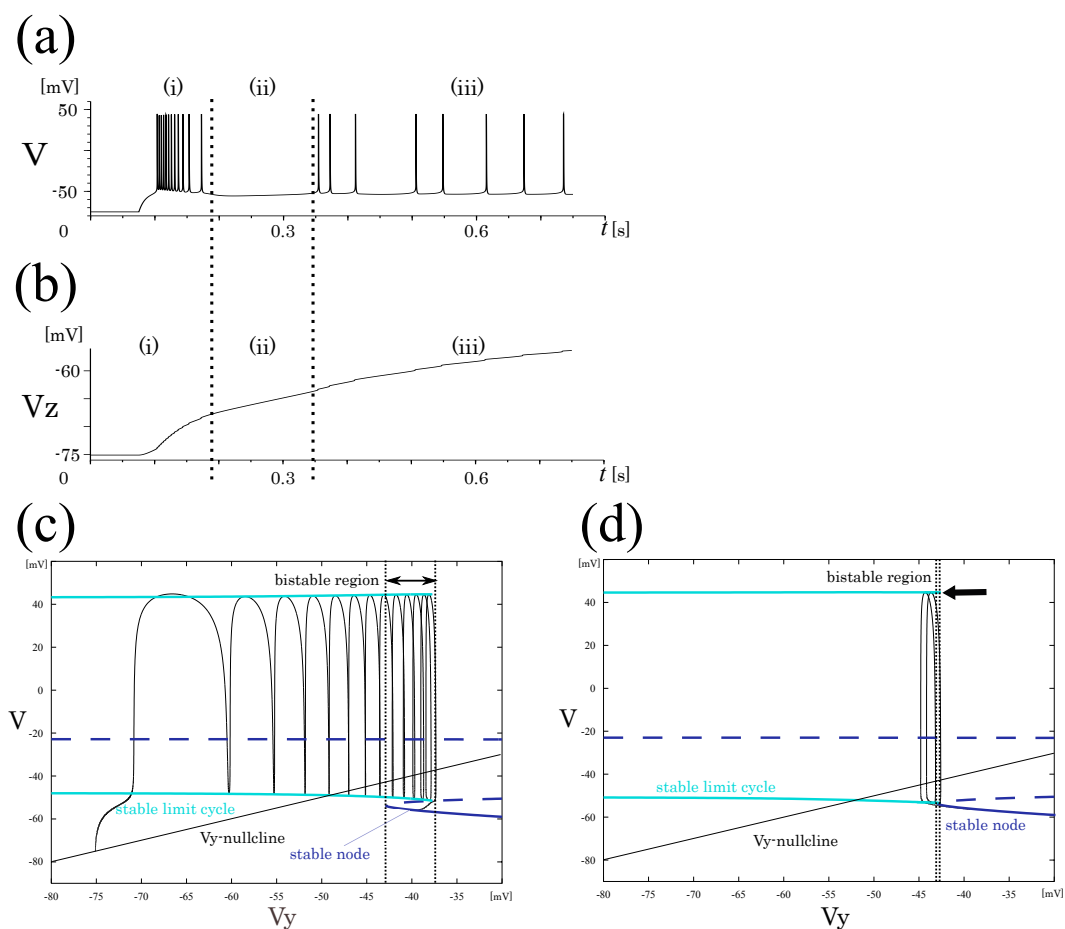


図 4.6: 変数削減モデルの IB クラスの数理構造

## 4.2 DSSN モデル

始めに、RS、FS、LTS クラスについて変数削減モデルの数理構造を踏まえて、小林らの3変数DSSNモデルの遅い変数をより複雑なダイナミクスを表現できるよう非線形な微分方程式に置き換えることで、次式で表されるDSSNモデルを構築した。

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\phi}{\tau}(f(v) - n - q + I_0 + I_{\text{stim}}), \quad (4.10)$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{1}{\tau}(g(v) - n), \quad (4.11)$$

$$\frac{dq}{dt} = \frac{\epsilon}{\tau}(h(v) - q), \quad (4.12)$$

$$f(v) = \begin{cases} a_{fn}(v - b_{fn})^2 + c_{fn} & \text{when } (v < 0) \\ a_{fp}(v - b_{fp})^2 + c_{fp} & \text{when } (v \geq 0), \end{cases} \quad (4.13)$$

$$g(v) = \begin{cases} a_{gn}(v - b_{gn})^2 + c_{gn} & \text{when } (v < r_g) \\ a_{gp}(v - b_{gp})^2 + c_{gp} & \text{when } (v \geq r_g), \end{cases} \quad (4.14)$$

$$h(v) = \begin{cases} a_{hn}(v - b_{hn})^2 + c_{hn} & \text{when } (v < r_h) \\ a_{hp}(v - b_{hp})^2 + c_{hp} & \text{when } (v \geq r_h), \end{cases} \quad (4.15)$$

ここで、 $v$  は膜電位に相当する状態変数、 $n$  は不活性化変数、 $q$  は spike-frequency adaptation やバースト発火などの遅いダイナミクスの神経活動を再現するための遅い時定数を持つ状態変数である。 $I_0$  はバイアス電流、 $I_{\text{stim}}$  外部からの入力刺激、パラメータ  $\phi$ ,  $\epsilon$ ,  $\tau$  は各変数の時定数を決定するパラメータで、 $r_x$ ,  $a_x$ ,  $b_x$ ,  $c_x$  ( $x = fn, fp, gn, gp, hn, hp$ ) は各変数の nullcline を決定するパラメータである。各クラスの変数削減モデルの数理構造を再現するようにDSSNモデルのパラメータを設定し、その数理構造を  $q$ - $v$  平面に投射した。

ここで、興奮性RS、抑制性RS、FSクラスの速い系は同等の構造を持つため、同じパラメータを用いた。遅い系のパラメータは、興奮性のRSでは強い spike-frequency adaptation を持つように、ステップ刺激が加わった後に、 $q$  の値が静止状態から大きく動くよう設定した(図4.7)。抑制性のRSクラスではより強い spike-frequency adaptation を持つように、 $q$  の値が静止状態からさらに大きく動くよう設定した(図4.8)。FSクラスでは、spike-frequency adaptation をほとんど持たないように、ステップ刺激が加わった後に、 $q$  の値が静止状態から余り動かないように設定した(図4.9)。



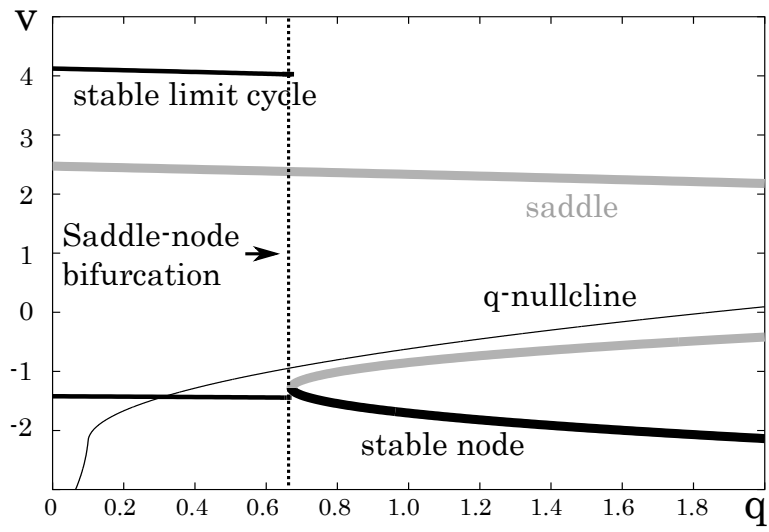


図 4.7: RS クラスの興奮性ニューロンに対応する DSSN モデルの数理構造。

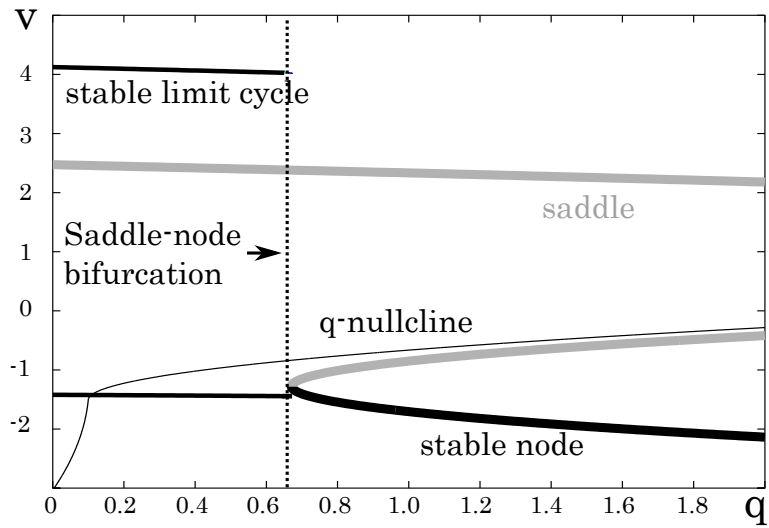


図 4.8: RS クラスの抑制性ニューロンに対応する DSSN モデルの数理構造。

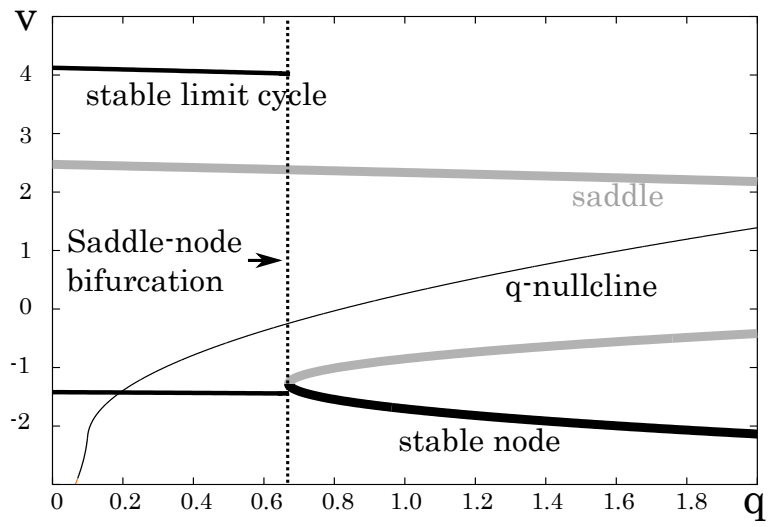


図 4.9: FS クラスのニューロンに対応する DSSN モデルの数理構造。

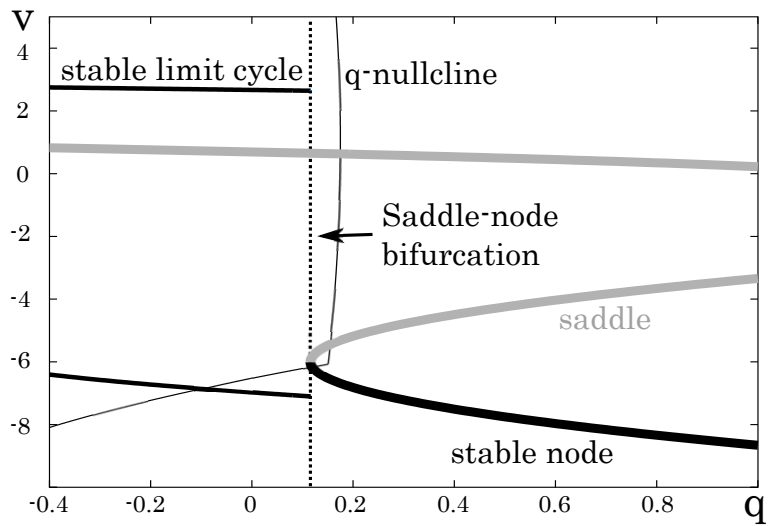


図 4.10: LTS クラスのニューロンに対応する DSSN モデルの数理構造。

続いて、変数削減モデルの IB クラスの数理解造を再現するために、次式に示す 4 変数 DSSN モデルを導出した。

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\phi(u)}{\tau}(f(v) - n - q + I_0 + I_{\text{stim}}) \quad (4.16)$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{1}{\tau}(g(v) - n) \quad (4.17)$$

$$\frac{dq}{dt} = \frac{\epsilon}{\tau}(h(v) - q) \quad (4.18)$$

$$\frac{du}{dt} = \frac{\epsilon_u}{\tau}(v - v_0 - \alpha u) \quad (4.19)$$

$$f(v) = \begin{cases} a_{fn}(v - b_{fn})^2 + c_{fn} & \text{when } (v < 0) \\ a_{fp}(v - b_{fp})^2 + c_{fp} & \text{when } (v \geq 0), \end{cases} \quad (4.20)$$

$$g(v) = \begin{cases} a_{gn}(v - b_{gn})^2 + c_{gn} & \text{when } (v < r_g) \\ a_{gp}(v - b_{gp})^2 + c_{gp} & \text{when } (v \geq r_g), \end{cases} \quad (4.21)$$

$$h(v) = \begin{cases} a_{hn}(v - b_{hn})^2 + c_{hn} & \text{when } (v < r_h) \\ a_{hp}(v - b_{hp})^2 + c_{hp} & \text{when } (v \geq r_h), \end{cases} \quad (4.22)$$

$$\phi(u) = \begin{cases} \phi_0 & \text{when } (v < r_{u0}) \\ \phi_1 & \text{when } (r_{u0} \leq v < r_{u1}) \\ \phi_2 & \text{when } (r_{u1} < v) \end{cases} \quad (4.23)$$

ここで、 $v$  は膜電位に相当する状態変数、 $n$  は不活性化変数、 $q$  は spike-frequency adaptation やバースト発火などの遅いダイナミクスの神経活動を再現するための遅い時定数を持つ状態変数である。 $I_0$  はバイアス電流、 $I_{\text{stim}}$  外部からの入力刺激、パラメータ  $\phi$ ,  $\epsilon$ ,  $\tau$  は各変数の時定数を決定するパラメータで、 $r_x$ ,  $a_x$ ,  $b_x$ ,  $c_x$  ( $x = fn, fp, gn, gp, hn, hp$ ) は各変数の nullcline を決定するパラメータである。 $\phi(u)$  は  $v$  と  $q$  からなる速い系の構造を制御する関数で、 $\phi(u) = \phi_0$  のとき速い系は大きな双安定領域を持ち、 $\phi_1$ ,  $\phi_2$  となるにつれて双安定領域は消滅する。 $u$  は  $\phi(u)$  の値を決定するための 4 つ目の状態変数で、最も遅い時定数を持つ。ここで、 $\phi(u)$  には  $u$  の値に応じて定数が代入されるため、式全体において変数同士の掛算は増えておらず、デジタル演算回路に実装する際に必要な乗算器の数も変化しない。図 4.11(a) に DSSN モデルの IB クラスの  $v$  の波形を、図 4.11(b) に速い系の構造を制御する最も遅い変数  $u$  の遷移を、図 4.11(c)-(f) に  $q$  の値をパラメータとした分岐図に、 $q$ -nullcline 及び状態点の軌道を重ねたものを示す。

刺激入力が増えられていないとき (図 4.11(c))、軌道は速い系の安定ノードと  $q$ -nullcline の交点に存在し、これは静止膜電位に相当する (I)。刺激入力が増えられると、速い系の構造は  $q$  の正の方向に移動する (図 4.11(d))。ここで、軌道は安定リミットサイクルに吸い込まれ周期発火を開始する。ここで、軌道は分岐点から離れた場所に存在する為、安定リミットサイクル上を高速に回転する為バースト発火における高い発火周波数が実現される。また、 $q$ -nullcline の上側では  $q$  の正方向に流れる力が働くため、軌道は安定リミットサイクルの右端まで移動し (II)、その後安定ノードに吸い込まれる。そして、軌道は  $q$ -nullcline の下側に存在する為  $q$  の負の方向に移動する (III)。ただし、移動速度は  $q$ -nullcline との距離に比例する為、(II) と比較して (III) の移動は長い時間をかけて行われる。これが  $v$  の波形における長い静止状態に相当する。安定ノードの左端まで移動した軌道は再び安定リミットサイクルに吸い込まれスパイクを形成する。ただし (III) の間に  $u$  の値が上昇したことで、速い系の構造は変化し、安定リミットサイクルが  $q$  の負の方向に移動しているため、数回のスパイクの後に再び安定ノードに戻ってくる (IV)。その後は、安定リミットサイクルが  $q$  の負の方向にさらに移動し、双安定領域がほとんどなくなるため、安定リミットサイクルで一度回転するごとに安定ノードに戻る状態を繰り返す。これが  $v$  の波形における単調な周期発火に相当する。

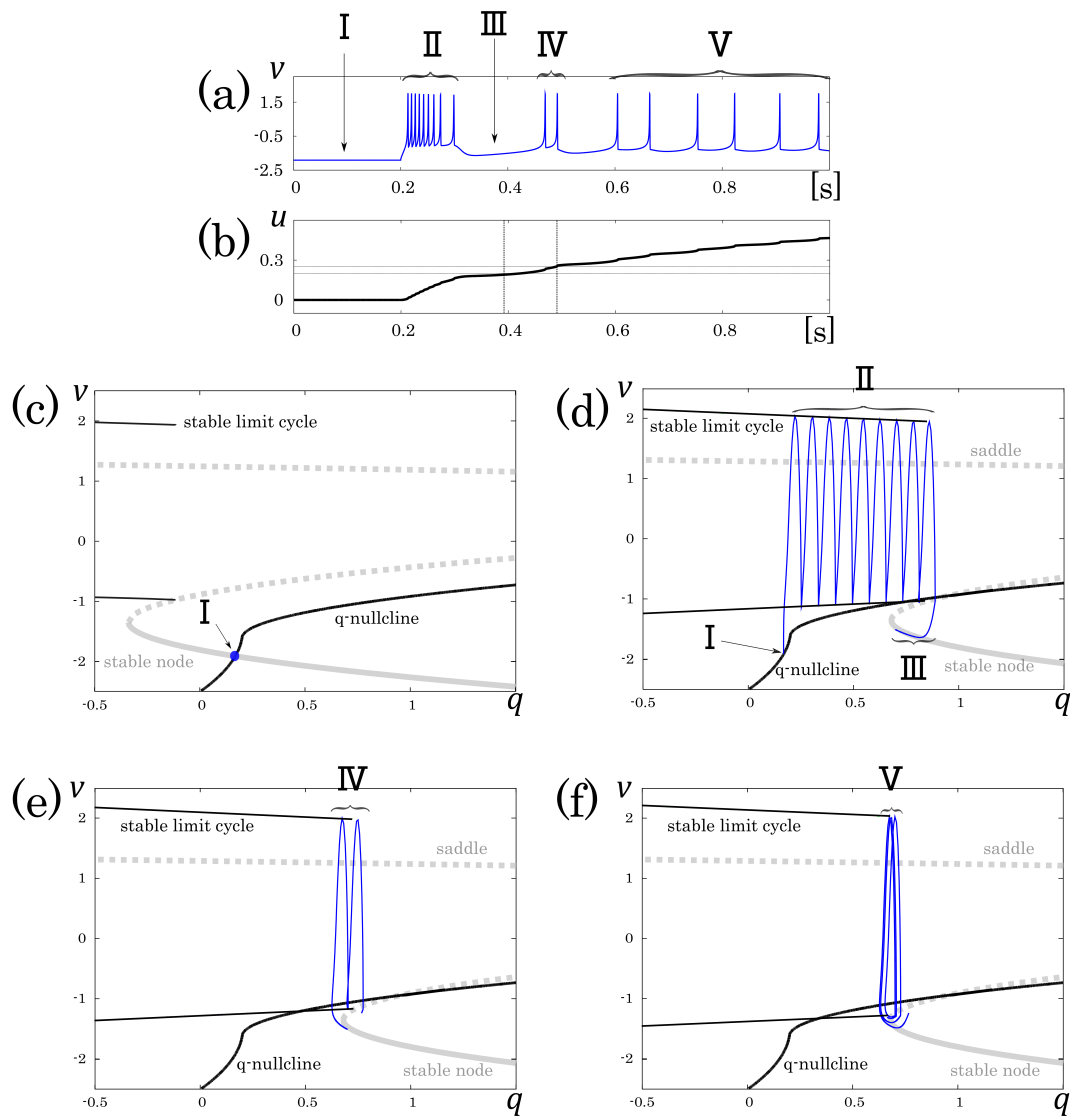


図 4.11: DSSN モデルの IB クラスの波形及び数理構造。

## 第5章 シミュレーション結果

### 5.1 Pospischil らのモデルと DSSN モデルの波形の比較

Pospischil らのモデルと DSSN モデルの各クラスにおける波形の比較を図 5.1-5.5 に示す。興奮性の RS クラスでは spike-frequency adaptation が観察され、入力刺激を強くしていくと発火周波数が上昇した (図 5.1)。抑制性の RS クラスではより強い spike-frequency adaptation が観察された (図 5.2)。FS クラスでは spike-frequency adaptation がほとんど観察されなかった (図 5.3)。LTS クラスは興奮性の入力刺激に対しては強い spike-frequency adaptation を示し、抑制性の入力を十分な時間加えた後取り除くとバースト発火が生じるリバウンド現象が観察された (図 5.4)。IB クラスではステップ刺激を加えた直後のバースト発火、及びその後の長い静止状態、そして単調な周期発火が観察された。

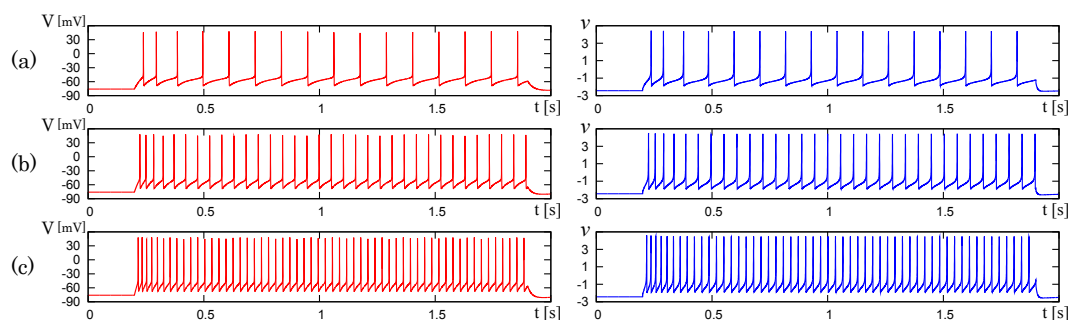


図 5.1: RS クラスの興奮性ニューロンに対応する Pospischil らのモデルと DSSN モデルの波形の比較。(左) Pospischil らのモデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 1.1、(b) 1.5、(c) 2.1[nA]。 (右) DSSN モデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 2.9221、(b) 3.2521、(c) 3.7921。

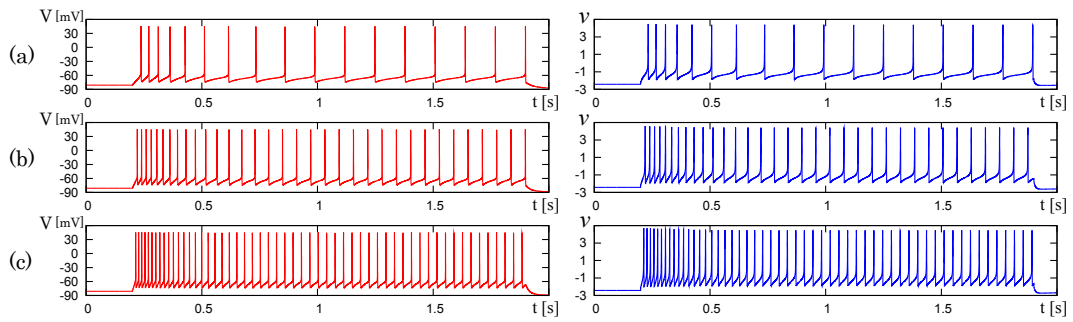


図 5.2: RS クラスの抑制性ニューロンに対応する Pospischil らのモデルと DSSN モデルの波形の比較。(左) Pospischil らのモデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 0.6、(b) 1.1、(c) 1.7[nA]。 (右) DSSN モデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 2.97、(b) 3.57、(c) 4.29。

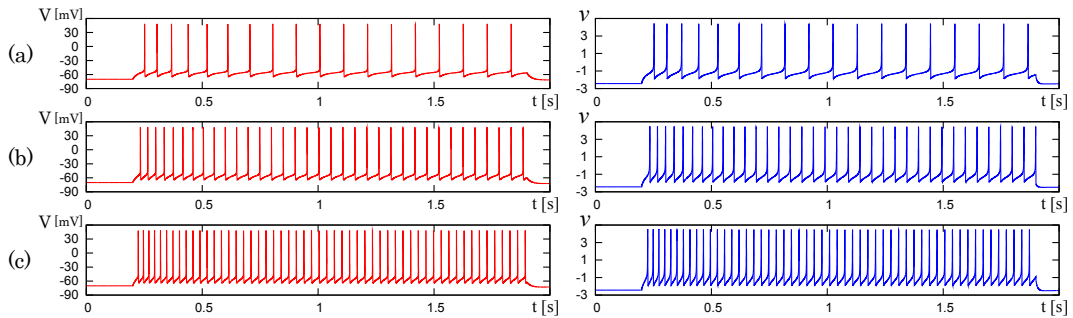


図 5.3: FS クラスのニューロンに対応する Pospischil らのモデルと DSSN モデルの波形の比較。(左) Pospischil らのモデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 0.78、(b) 0.98、(c) 1.22[nA]。 (右) DSSN モデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 2.7、(b) 2.95、(c) 3.25。

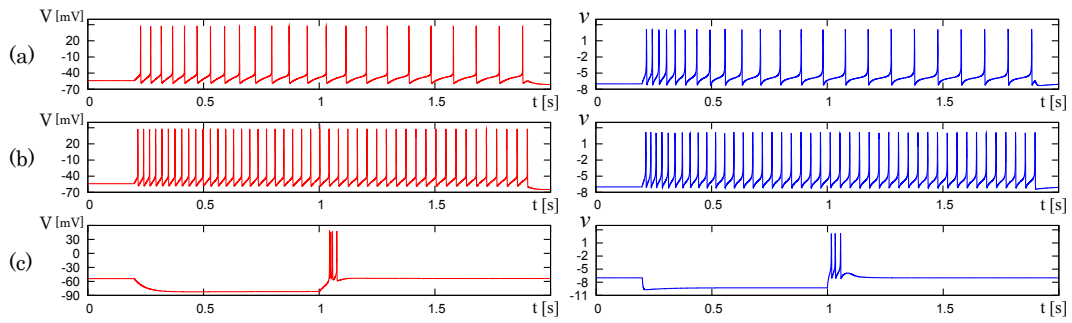


図 5.4: LTS クラスのニューロンに対応する Pospischil らのモデルと DSSN モデルの波形の比較。(左) Pospischil らのモデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 0.34、(b) 0.79[nA]。(c)  $t = 0.2$  から  $t = 1.0$  に-0.6[nA] の抑制性のステップ刺激。(右) DSSN モデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 0.278、(b) 0.308。(c)  $t = 0.2$  から  $t = 1.0$  に-1.7 の抑制性のステップ刺激

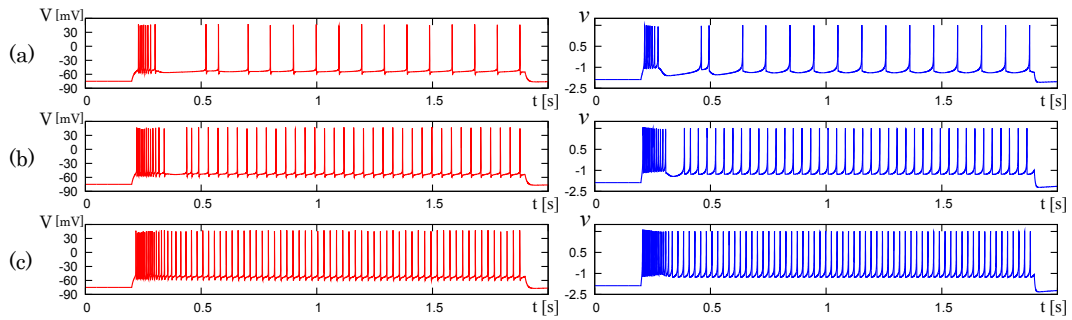


図 5.5: IB クラスのニューロンに対応する Pospischil らのモデルと DSSN モデルの波形の比較。(左) Pospischil らのモデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 2.38、(b) 2.6645、(c) 3.0495[nA]。(右) DSSN モデルの周期発火波形、ここで  $t = 0.2[s]$  で立ち上がるステップ刺激の大きさは (a) 0.89、(b) 1.42、(c) 1.81。

## 5.2 $C_V \cdot L_V$

ニューロンの時間的に変化する複雑な振る舞いは周波数といった単純な統計量のみではとらえることができない。そこで、ニューロンの発火の時系列データに用いられる統計量である coefficient of variation ( $C_V$ ) と local variation ( $L_V$ )[31] を導入した。篠本らはこの統計量を用いて、サルの皮質によって観測された発火時系列データを分類した ([31])(図 5.6)。これらは次式によって定義される。

$$C_V = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (T_i - \bar{T})^2 / \bar{T}}, \quad (5.1)$$

$$L_V = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^{n-1} \frac{3(T_i - T_{i+1})^2}{(T_i + T_{i+1})^2}, \quad (5.2)$$

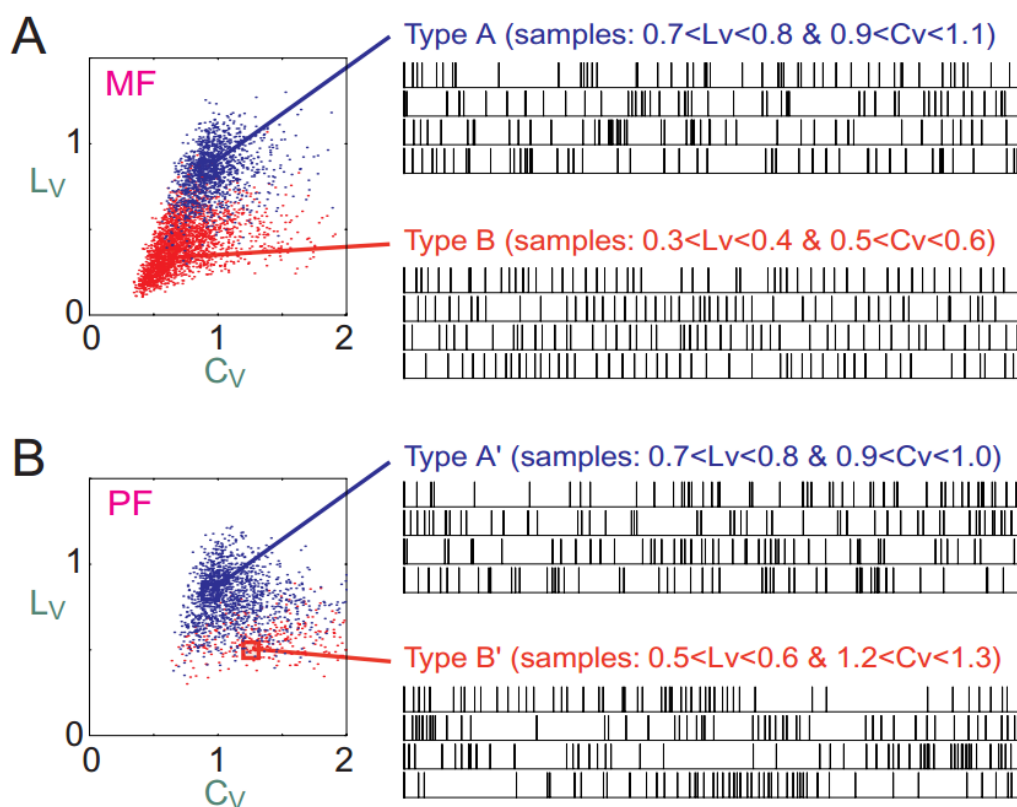


図 5.6:  $C_V$ - $L_V$  特性による (A)medial frontal cortex 及び (B)prefrontal cortex で計測された発火時系列データの分類。[31] より引用。



ここで、 $T_i$  は  $i$  番目のスパイクインターバルを表す。 $\bar{T}_i$  は  $T_i$  の平均で、 $n$  は時系列データ中のスパイクの総数である。 $L_V$  における係数 3 はポアソン過程によって生成されたスパイク時系列データに対して  $L_V$  が 1 になるよう調整するための係数である。 $C_V$  は標準偏差を平均で割ったものであり、 $L_V$  は局所的なスパイクインターバルの変動が大きい時に大きな値を示す統計量である。また、スパイク幅が一定のとき、 $C_V$ 、 $L_V$  は共に 0 となる。様々な大きさのステップ刺激を入力した際の、Pospischil らのモデルと DSSN モデルの発火時系列データに対して  $C_V$ 、 $L_V$  を計測し、その結果を  $C_V$ - $L_V$  平面にプロットした (図 5.7)。ここで、赤い点がある大きさのステップ刺激に対して Pospischil らのモデルが生成したスパイク時系列データの  $C_V$ 、 $L_V$  を計算しプロットしたものである。同様に青い点は、ある大きさのステップ刺激に対して DSSN モデルが生成したスパイク時系列データの  $C_V$ 、 $L_V$  を計算しプロットしたものである。各クラスについて Pospischil らのモデルと DSSN モデルの  $C_V$ - $L_V$  特性が一致することを確認した (図 5.8,5.9)。

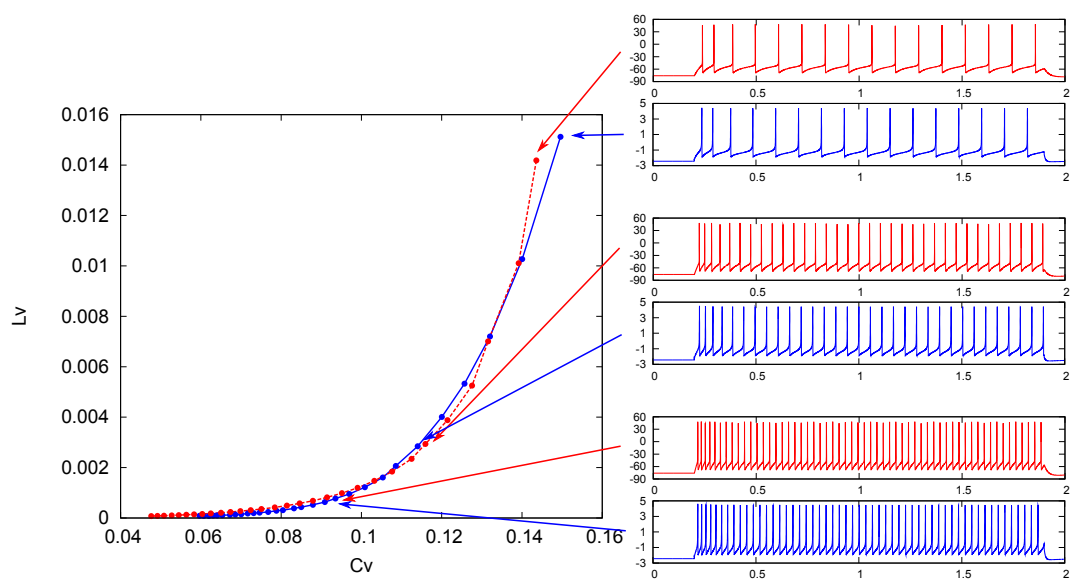


図 5.7: Pospischil らのモデルと DSSN モデルの発火時系列データに対する  $C_V$ - $L_V$  特性の計算手法

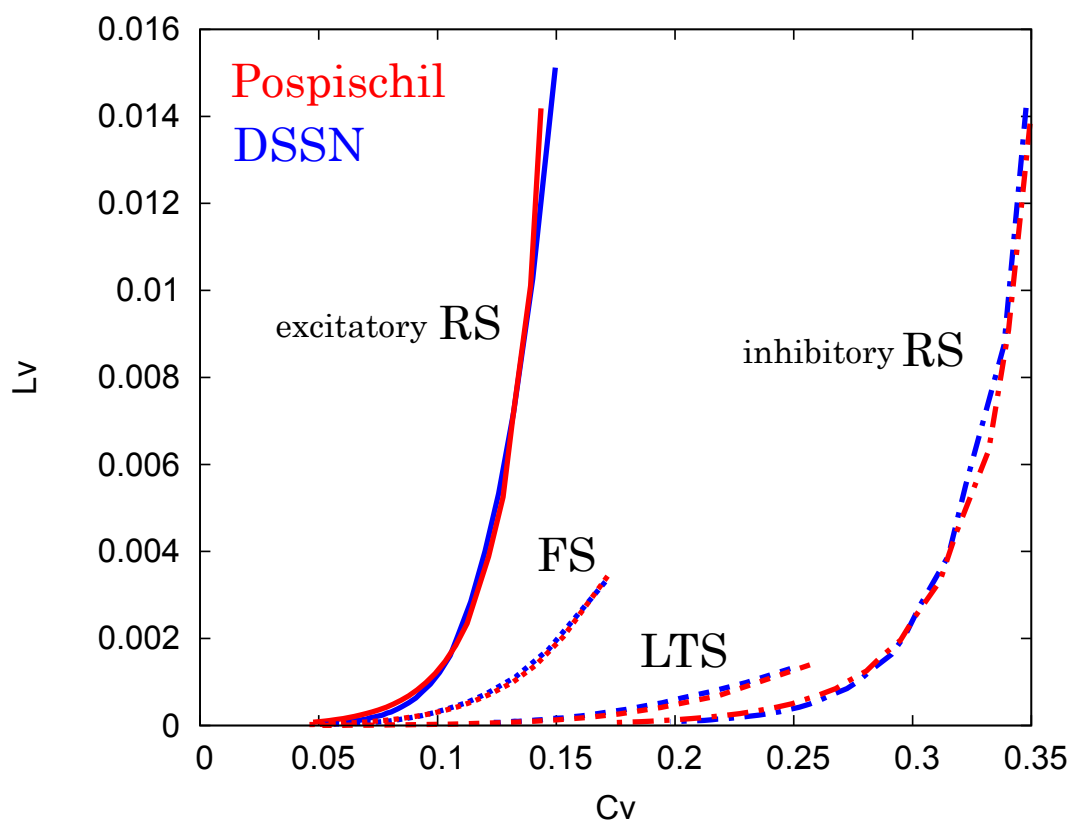


図 5.8: 興奮性及び抑制性 RS、FS、LTS クラスの Pospischil らのモデルと DSSN モデルの  $C_V$ - $L_V$  特性

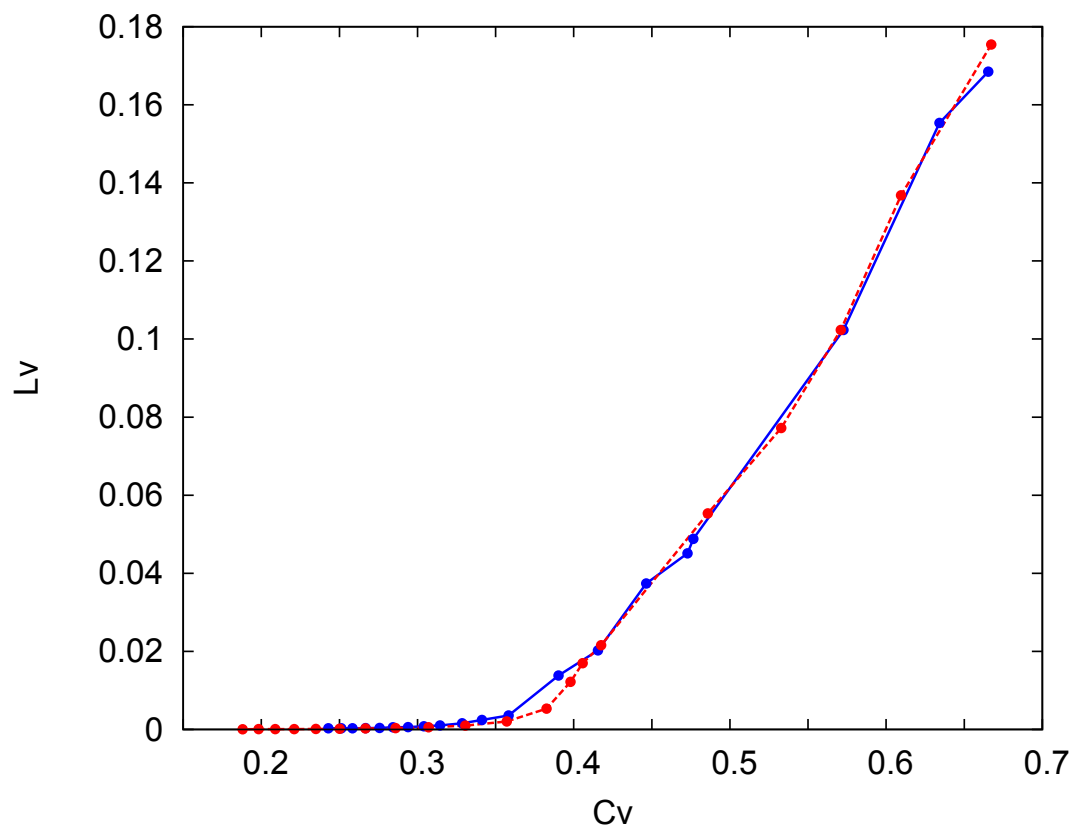


図 5.9: IB クラスの Pospischil らのモデルと DSSN モデルの  $C_V$ - $L_V$  特性

## 第6章 FPGA 実装シミュレーション

xilinx 社の vivado design suit を用いて FPGA 実装のシミュレーションを行った。ここで DSSN モデルの微分方程式は効率的に実装するために展開されオイラー法に基づいて計算された。以下に例として  $v$  についての計算式を示す。

$$v_{\text{next}} = v_{\text{vv}} + v_{\text{v}} + v_{\text{n}} + v_{\text{q}} + v_{\text{I}} + v_{\text{c}}, \quad (6.1)$$

$$v_{\text{vv}_{ij}} = v^2 \cdot (\Delta t \cdot a_{fj} \cdot \phi_i / \tau), \quad (6.2)$$

$$v_{\text{v}_{ij}} = v \cdot (\Delta t \cdot (-2) \cdot b_{fj} \cdot a_{fj} \cdot \phi_i / \tau + 1), \quad (6.3)$$

$$v_{\text{n}_{ij}} = n \cdot (-\Delta t \cdot \phi_i / \tau), \quad (6.4)$$

$$v_{\text{q}_{ij}} = q \cdot (-\Delta t \cdot \phi_i / \tau), \quad (6.5)$$

$$v_{\text{I}_{ij}} = I_{\text{stim}} \cdot (\Delta t \cdot \phi_i / \tau), \quad (6.6)$$

$$v_{\text{c}_{ij}} = (b_{fj}^2 \cdot a_{fj} + c_{fj} + I_0) \cdot \Delta t \cdot \phi_i / \tau, \quad (6.7)$$

$$v_{\text{x}} = \begin{cases} v_{\text{x}_{0n}} & \text{when } v < r_{u0} \text{ and } v < 0 \\ v_{\text{x}_{1n}} & \text{when } r_{u0} \leq v < r_{u1} \text{ and } v < 0 \\ v_{\text{x}_{2n}} & \text{when } r_{u1} \leq v \text{ and } v < 0 \\ v_{\text{x}_{0p}} & \text{when } v < r_{u0} \text{ and } v \geq 0 \\ v_{\text{x}_{1p}} & \text{when } r_{u0} \leq v < r_{u1} \text{ and } v \geq 0 \\ v_{\text{x}_{2p}} & \text{when } r_{u1} \leq v \text{ and } v \geq 0, \end{cases} \quad (6.8)$$

for  $x = vv, v, n, q, I$ , and  $c$ .

ここで、 $i$  は 0、1、2 を表し  $j$  は  $n$ 、 $p$  を表す。また、 $\Delta t$  はオイラー法におけるタイムステップ (0.0001 [s]) である。右辺のパラメータの積を事前に計算しておくことで、各変数ごとの掛算の回数を一回に抑えることができる。また、パラメータの積は 2 の乗数の和になるよう調整されているので、変数とパラメータの積の間の掛算はシフターと加算器のみによって実現される。実装において、定数及び変数は 18bit の固定小数点で表現されるため、 $2^n$  ( $n$  は整数) 倍の計算はシフターによって少ない消費リソースで実現される (図 6.1A)。また、式中に存在する場合分けは multiplexer によって実現された (図 6.1B)。

FPGA 実装シミュレーションによって生成された各クラスの DSSN モデルの波形を図 6.2 に示す。生成された波形が各クラスの特徴を再現していることを確認した。

続いて 16 個の DSSN ユニットの全結合したネットワークを構築した。図 6.3 にネットワークの構造を示す。16 個の DSSN ユニットには各クラスのパラメータセットが 4 個ずつ格納された。シリコンシナプスユニットは Li ら [21] らによって構築されたものを用いた。Accumulator ユニットは乗算器と加算器と、シナプスの重みを格納するための random access memory から成る。外部から入力を加え相互に刺激し合う様子をラスタプロット (図 6.4) に表し、正常に動作することを確認した。

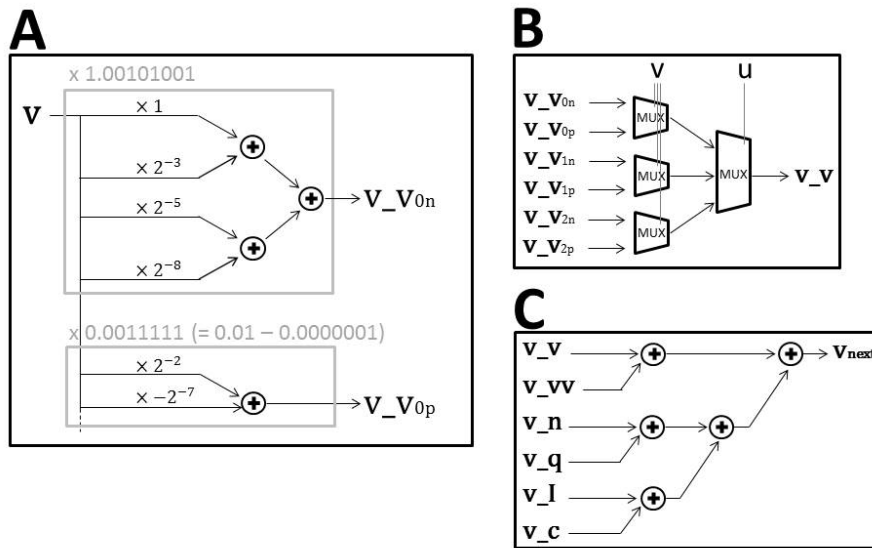


図 6.1: シフターと加算器によるの実装

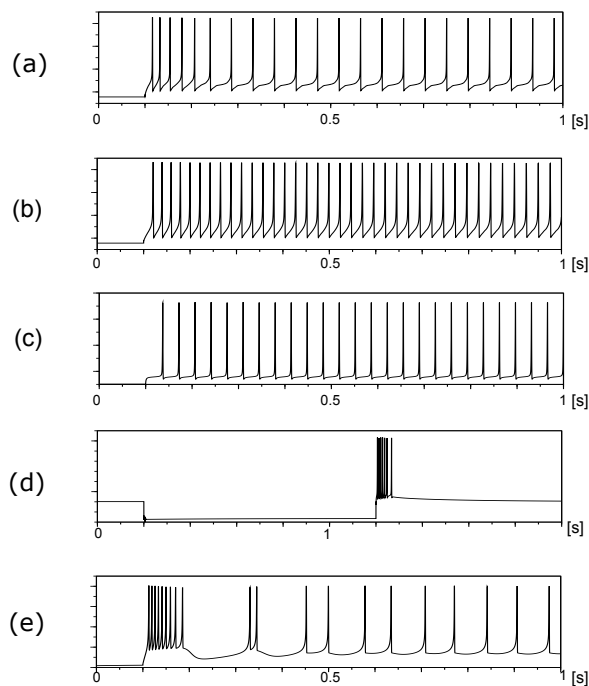


図 6.2: FPGA シミュレーションにおける DSSN モデルの波形。(a)RS クラス、(b)FS クラス、(c)興奮性のステップ刺激を加えた LTS クラス、(d)抑制性のステップ刺激を加えた LTS クラス、(e)IB クラス。

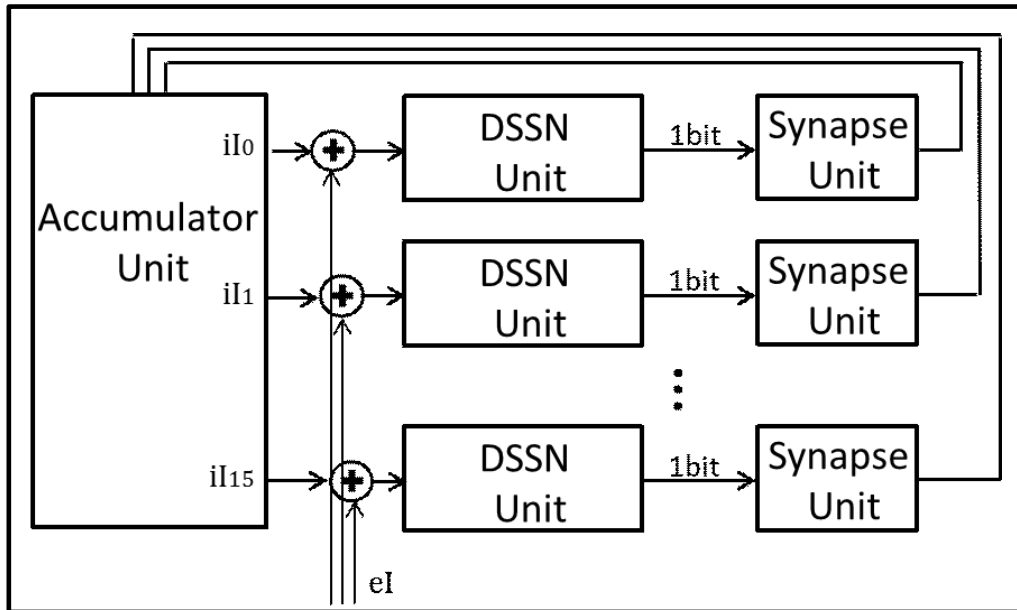


図 6.3: 全結合ネットワーク構造

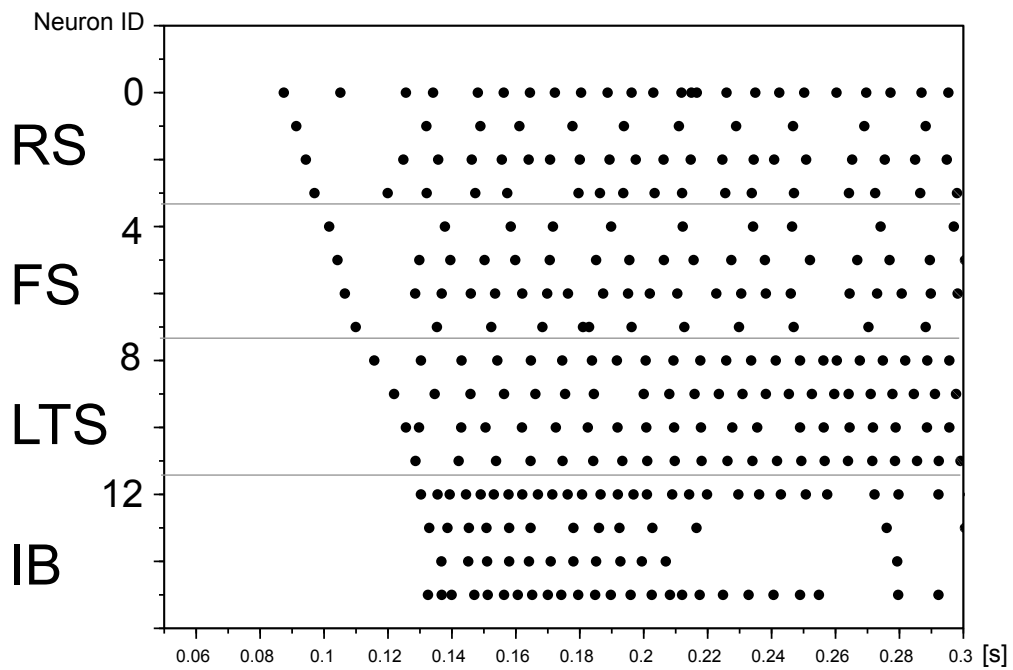


図 6.4: ラスタープロット

## 第7章 まとめ

本研究では、デジタル演算回路上で効率的に実装することができる DSSN モデルを拡張し、視床及び皮質の4つのニューロンクラスを表現する ionic-conductance モデルと同等の振る舞いを実現することで、デジタル演算回路実装に向けた視床及び皮質のニューロンモデルを構築した。ここで、位相平面解析や分岐解析を用いて、モデルの振る舞いの背後にある数理構造をとらえた。また、スパイクの時系列データに用いられる統計量を用いて、構築した DSSN モデルと ionic-conductance モデルが一致することを確認した。さらに、xilinx 社の FPGA 実装シミュレーションツールを用いて、構築したモデルのデジタル回路実装を行った。

また、構築したモデルはソフトウェア実装においても ionic-conductance モデルよりも計算コストが低く、Izhikevich モデルよりも高い再現性を持つという特徴を持つ。また、C 言語を用いた計算時間の比較では、10 万秒 217 万スパイク分の計算に、DSSN モデルは 18.51 秒、Izhikevich モデルは 2.76 秒を要した。これは主に、Izhikevich モデルのタイムステップが DSSN モデルの 5 倍であったことを考慮すると、妥当な結果であるといえる。さらに DSSN モデルは固定小数点計算を行うことでより高速な計算を行うことができる。

本研究の成果によって、より神経系に近いシリコン神経ネットワークが実現できることが期待される。また今後の展望として、数理構造を用いた評価関数を持つパラメータの自動決定手法を構築することで、あるニューロンの振る舞いを容易に再現することを目指す。

## 第8章 謝辞

本研究の遂行、成果発表において丁寧なご指導をしてくださった河野先生に深く感謝いたします。また、研究のアドバイスや様々な協力をしてくださった合原先生、奥先生、研究室の先輩方、研究活動をサポートしてくださった河野研・合原研の秘書の方々、大学院生活に彩りを与えてくれた研究室の同期・後輩にも深く感謝いたします。



## 参考文献

- [1] G. Q. Bi and M. M. Poo. Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type. *Journal of Neuroscience*, 18(24):10464–72, 1998.
- [2] R. Brette and W. Gerstner. Adaptive Exponential Integrate-and-Fire Model as an Effective Description of Neuronal Activity. *J. Neurophysiol.*, 94:3637–3642, 2005.
- [3] S. Brink, S. Nease, and P. E. Hasler. Computing with networks of spiking neurons on a biophysically motivated floating-gate based neuromorphic integrated circuit. *Neural Networks*, 45:39–49, 2013.
- [4] A. S. Cassidy, J. Georgiou, and A. G. Andreou. Design of silicon brains in the nano-cmos era: Spiking neurons, learning synapses and neural architecture optimization. *Neural Networks*, 45:4–26, 2013.
- [5] B. W. Connors and M. J. Gutnick. Intrinsic firing patterns of diverse neocortical neurons. *Trends Neurosci*, 13:99–104, 1990.
- [6] T. Dorta, M. Zapata, J. Madrenas, and G. Sanchez. Aer-srt: Scalable spike distribution by means of synchronous serial ring topology address event representation. *Neurocomputing*, 171:1684–1690, 2016.
- [7] R. FitzHugh. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *J-BIOPHYS-J*, 1:445–466, 1961.
- [8] N. Fourcaud-Trocme, D. Hansel, C. van Vreeswijk, and N. Brunel. How spike generation mechanisms determine the neuronal response to fluctuating inputs. *J Neurosci*, 23(37):11628–40, 2003.
- [9] H. Fujii and I. Tsuda. Itinerant dynamics of class  $i^*$  neurons coupled by gap junctions. In *Computational Neuroscience: Cortical Dynamics*, volume 3146, pages 140–160.
- [10] B. P. Glackin, T. M. McGinnity, L. P. Maguire, Q. Wu, and A. Belatreche. A novel approach for the implementation of large scale spiking neural networks on FPGA hardware. In *Computational Intelligence and Bioinspired Systems, 8th International Work-Conference on Artificial Neural Networks, IWANN 2005, Vilanova i la Geltrú, Barcelona, Spain, June 8-10, 2005, Proceedings*, pages 552–563, 2005.
- [11] A. Gupta, Y. Wang, and H. Markram. Organizing principles for a diversity of gabaergic interneurons and synapses in the neocortex. *Science*, 287:273, 2000.
- [12] A. A. Hill, A. Hill, J. Lu, M. Masino, R. Calabrese, O. Olsen, and R. Calabrese. A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network. *Journal of Computational Neuroscience*, 10:281–302, 2001.

- [13] J. L. Hindmarsh and R. M. Rose. A Model of Neuronal Bursting Using Tree Coupled First Order Differential Equations. *Philos Trans Royal Soc London*, B221:87–102, 1984.
- [14] A. L. Hodgkin. The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon. *The Journal of physiology*, 107(2):165–181, Mar. 1948.
- [15] E. M. Izhikevich. Simple model of spiking neurons. *IEEE Trans. Neural Networks*, pages 1569–1572, 2003.
- [16] T. Kepler, L. F. Abbott, and E. Marder. Reduction of conductance-based neuron models. *Biological Cybernetics*, 66(5):381–387, 1992.
- [17] W. Kobayashi. Design of a three-variable silicon neuron by digital arithmetic circuits. *The University of Tokyo, Master thesis*.
- [18] T. Kohno. Signal transmission in neurons. *Unesco Encyclopedia of Life Support Systems*, 2011.
- [19] T. Kohno and K. Aihara. Digital spiking silicon neuron: Concept and behaviors in gj-coupled network. *Proceedings of International Symposium on Artificial Life and Robotics 2007*, 2007.
- [20] T. Kohno and K. Aihara. A qualitative-modeling-based low-power silicon nerve membrane. pages 199–202. *Electronics, Circuits and Systems (ICECS)*, 2014 21st IEEE International Conference on, 2014.
- [21] J. Li, Y. Katori, and T. Kohno. Hebbian learning in fpga silicon neuronal network. *the 1st IEEE/IIAE International Conference on Intelligent Systems and Image Processing 2013*, 2013.
- [22] R. R. Llinas. The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: insights into central nervous system function. *Science*, 23(4886):1654–64, 1988.
- [23] N. Mandloi, C. Bartolozzi, and G. Indiveri. Smart motion sensing for autonomous robots. In *Biomedical Circuits and Systems Conference (BioCAS)*, pages 520–523. IEEE, Oct 2014.
- [24] H. Markram, W. Gerstner, and P. J. Sjöström. A history of spike-timing-dependent plasticity. *Frontiers in Synaptic Neuroscience*, 3(4):1–24, 2011.
- [25] A. Matthieu, L. Timothee, J. Sebastien, Y. Blaise, and S. Sylvain. Real-time biomimetic central pattern generators in an fpga for hybrid experiments. *Frontiers in Neuroscience*, 7(215), 2013.
- [26] P. Merolla, J. Arthur, R. Alvarez-Icaza, A. Cassidy, J. Sawada, F. Akopyan, B. Jackson, N. Imam, C. Guo, Y. Nakamura, B. Brezzo, I. Vo, S. Esser, R. Appuswamy, B. Taba, A. Amir, M. Flickner, W. Risk, R. Manohar, and D. Modh. A million spiking-neuron integrated circuit with a scalable communication network and interface. *Science*, 345(6197):668–673, August 2014.
- [27] C. Morris and H. Lecar. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophysical Journal*, 35:193–213, 1981.

- [28] M. J. Pearson, A. G. Pipe, B. Mitchinson, K. Gurney, C. Melhuish, I. Gilhespy, and M. Nibouche. Implementing spiking neural networks for real-time signal-processing and control applications: A model-validated fpga approach. *IEEE Transactions on Neural Networks*, 18(5):1472–1487, 2007.
- [29] M. Pospischil, M. Toledo-Rodriguez, C. Monier, Z. Piwkowska, T. Bal, Y. Fregnac, H. Markram, and A. Destexhe. Minimal hodgkin-huxley type models for different classes of cortical and thalamic neurons. *Biological Cybernetics*, 99(4-5):427–441, 2008.
- [30] D. Reato, A. Rahman, M. Bikson, and L. C. Parra. Low-intensity electrical stimulation affects network dynamics by modulating population rate and spike timing. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 30(45):15067–15079, 2010.
- [31] S. Shinomoto, K. Shima, and J. Tanji. Differences in spiking patterns among cortical neurons. *Neural Computation*, 15(12):2823–2842, 2003.
- [32] S. Song, K. D. Miller, L. F. Abbott, and N. G. Program. Competitive hebbian learning through spike-timing-dependent synaptic plasticity. *Nat Neurosci*, 9(3):919–926, 2000.
- [33] D. B. Thomas and W. Luk. Fpga accelerated simulation of biologically plausible spiking neural networks. In K. L. Pocek and D. A. Buell, editors, *FCCM*, pages 45–52. IEEE Computer Society, 2009.
- [34] C. Wacogne, J.-P. Changeux, and S. Dehaene. A neuronal model of predictive coding accounting for the mismatch negativity. *The Journal of Neuroscience*, 32(11):3665–3678, 2012.
- [35] R. K. Weinstein and R. H. Lee. Architectures for high-performance fpga implementations of neural models. *J. Neural Eng*, 3(1):21–34, 2006.

## 第9章 発表文献

[1] 名波拓哉、河野崇、「デジタル演算回路実装に適した大脳皮質及び視床の神経細胞モデル」、生産研究、Vol. 67、(2015)

[2] 名波拓哉、河野崇、「デジタル演算回路実装に適した神経細胞モデルの構築と評価」、「分岐理論の工学的応用研究」に関するワークショップ、北海道大学、2015

[3] Takuya Nanami, Takashi Kohno. an FPGA-based cortical and thalamic silicon neuronal network, The 2016 International Conference on Artificial ALife and Robotics. Jan, 2016.

# 第10章 Appendix

## 10.1 DSSN モデルのパラメータセット

以下に、構築した DSSN モデルの各ニューロンクラスのパラメータセットを示す (表 10.1-10.5)。

表 10.1: DSSN モデルの興奮性 RS クラスのパラメータ

| Par.     | Value         | Par.       | Value         |
|----------|---------------|------------|---------------|
| $a_{fn}$ | 4.0045619011  | $a_{fp}$   | -0.25         |
| $b_{fn}$ | -0.3000113666 | $b_{fp}$   | 4.8056564331  |
| $c_{fn}$ | 0.2891974151  | $c_{fp}$   | 6.4232187271  |
| $a_{gn}$ | 2.1983966827  | $a_{gp}$   | 15.9919834137 |
| $b_{gn}$ | 0.5           | $b_{gp}$   | 2.6564538479  |
| $c_{gn}$ | -9.9944877625 | $c_{gp}$   | 1.8500213623  |
| $a_{hn}$ | -0.0317164175 | $a_{hp}$   | 0.3619402945  |
| $b_{hn}$ | -1.9117646217 | $b_{hp}$   | -2.1958761215 |
| $c_{hn}$ | 0.1009931862  | $c_{hp}$   | 0.0961881876  |
| $r_g$    | 3             | $r_h$      | -2.1700000763 |
| $\phi$   | 1.0981963873  | $\epsilon$ | 0.0167835671  |
| $\tau$   | 0.0016416833  | $I_0$      | -9.5          |

表 10.2: DSSN モデルの抑制性 RS クラスのパラメータ

| Par.     | Value         | Par.       | Value         |
|----------|---------------|------------|---------------|
| $a_{fn}$ | 4.0074076653  | $a_{fp}$   | -0.25         |
| $b_{fn}$ | -0.3000230789 | $b_{fp}$   | 4.8092589378  |
| $c_{fn}$ | 0.2818711996  | $c_{fp}$   | 6.4248361588  |
| $a_{gn}$ | 2.1991870403  | $a_{gp}$   | 15.9959344864 |
| $b_{gn}$ | 0.5           | $b_{gp}$   | 2.6564166546  |
| $c_{gn}$ | -9.9969511032 | $c_{gp}$   | 1.8555984497  |
| $a_{hn}$ | -0.0312500037 | $a_{hp}$   | 1.2544642687  |
| $b_{hn}$ | -1.25         | $b_{hp}$   | -1.5088968277 |
| $c_{hn}$ | 0.1001674235  | $c_{hp}$   | 0.0925347805  |
| $r_g$    | 3             | $r_h$      | -1.5          |
| $\phi$   | 1.0975610018  | $\epsilon$ | 0.0035569104  |
| $\tau$   | 0.0016650406  | $I_0$      | -9.5          |

表 10.3: DSSN モデルの FS クラスのパラメータ

| Par.     | Value         | Par.       | Value         |
|----------|---------------|------------|---------------|
| $a_{fn}$ | 4.0045619011  | $a_{fp}$   | -0.25         |
| $b_{fn}$ | -0.2999544442 | $b_{fp}$   | 4.8047447205  |
| $c_{fn}$ | 0.2893342078  | $c_{fp}$   | 6.4210281372  |
| $a_{gn}$ | 2.1963927746  | $a_{gp}$   | 15.9919834137 |
| $b_{gn}$ | 0.5           | $b_{gp}$   | 2.6563909054  |
| $c_{gn}$ | -9.9919834137 | $c_{gp}$   | 1.8553695679  |
| $a_{hn}$ | -0.0309734493 | $a_{hp}$   | 0.1438053101  |
| $b_{hn}$ | -1.9642858505 | $b_{hp}$   | -2.2346153259 |
| $c_{hn}$ | 0.1040218174  | $c_{hp}$   | 0.0960667133  |
| $r_g$    | 3             | $r_h$      | -2.17         |
| $\phi$   | 1.0981963873  | $\epsilon$ | 0.0070766532  |
| $\tau$   | 0.0016416833  | $I_0$      | -9.5          |

表 10.4: DSSN モデルの LTS クラスのパラメータ

| Par.     | Value         | Par.       | Value         |
|----------|---------------|------------|---------------|
| $a_{fn}$ | 0.2500000298  | $a_{fp}$   | -1.0002056360 |
| $b_{fn}$ | -4.0008220673 | $b_{fp}$   | 1             |
| $c_{fn}$ | 0.9984374046  | $c_{fp}$   | 6.0002875328  |
| $a_{gn}$ | 0.1239570901  | $a_{gp}$   | 0.4982121587  |
| $b_{gn}$ | -2.0096154213 | $b_{gp}$   | -2.7583732605 |
| $c_{gn}$ | -4.0000114441 | $c_{gp}$   | -3.9146656990 |
| $a_{hn}$ | 0.1222209111  | $a_{hp}$   | -0.0005070860 |
| $b_{hn}$ | -9.4002103806 | $b_{hp}$   | 0.5974025726  |
| $c_{hn}$ | -0.9002342224 | $c_{hp}$   | 0.2249979228  |
| $r_g$    | -3            | $r_h$      | -6.4000000954 |
| $\phi$   | 2.8986887932  | $\epsilon$ | 0.0110465623  |
| $\tau$   | 0.0009764004  | $I_0$      | -4.0999999046 |

表 10.5: DSSN モデルの IB クラスのパラメータ

| Par.       | Value         | Par.         | Value         |
|------------|---------------|--------------|---------------|
| $a_{fn}$   | 4.01612854    | $a_{fp}$     | -0.5020160675 |
| $b_{fn}$   | -0.2999498546 | $b_{fp}$     | 2.3995988369  |
| $c_{fn}$   | 0.2711298466  | $c_{fp}$     | 3.523106575   |
| $a_{gn}$   | 2.3982989788  | $a_{gp}$     | 19.9957485199 |
| $b_{gn}$   | 0.4001182318  | $b_{gp}$     | 0.752038002   |
| $c_{gn}$   | -9.9984130859 | $c_{gp}$     | -9.6617603302 |
| $a_{hn}$   | -0.1875       | $a_{hp}$     | 1.5833332539  |
| $b_{hn}$   | -1.4999998808 | $b_{hp}$     | -1.6118421555 |
| $c_{hn}$   | 0.1927082688  | $c_{hp}$     | 0.1781110764  |
| $r_g$      | 0.8000000119  | $r_h$        | -1.6000000238 |
| $\epsilon$ | 0.0021261517  | $\epsilon_u$ | 0.0008211879  |
| $\tau$     | 0.0005805811  | $I_0$        | -7.6999998093 |
| $r_{u0}$   | 0.2           | $r_{u1}$     | 0.23          |
| $\phi_0$   | 0.351523757   | $\phi_1$     | 0.3685329854  |
| $\phi_2$   | 0.3883770704  | $v_0$        | -1.9133889675 |
| $\alpha$   | 1.0477325916  |              |               |

## 10.2 変数削減モデル

以下に、導出した変数削減モデルの微分方程式を示す。

$$C_m \frac{dV}{dt} = (-g_{\text{leak}}(V - E_{\text{leak}}) - I_{\text{Na}}(V, G_m(V), G_h(V_x)) - I_{\text{Kd}}(V, G_n(V_x)) - I_{\text{M}}(V, p_{\infty}(V_y)) - I_{\text{T}}(V, u_{\infty}(V_y)) - I_{\text{L}}(V, G_q(V_x), G_r(V_z)) + I_{\text{stim}}), \quad (10.1)$$

$$\frac{dV_x}{dt} = H_h(V)f_h(V, V_x) + H_n(V)f_n(V, V_x) + H_q(V)f_q(V, V_x), \quad (10.2)$$

$$\frac{dV_y}{dt} = H_p(V)f_p(V, V_y) + H_u(V)f_u(V, V_y), \quad (10.3)$$

$$\frac{dV_z}{dt} = H_r(V)f_r(V, V_z), \quad (10.4)$$

ここで  $V$  は膜電位を示す。  $V_x$ 、  $V_y$ 、  $V_z$  はそれぞれ状態変数を示す。  $G$  は状態変数をゲート変数に変換する関数で、  $m$ 、  $h$ 、  $n$ 、  $p$ 、  $q$ 、  $r$ 、  $u$  は Pospischil らの ionic-conductance モデルにおけるゲート変数に対応する。  $C_m$  は膜電位のキャパシタンス、  $g_{\text{leak}}$  はコンダクタンス  $E_{\text{leak}}$  はリーク電流の逆転電位、  $I_{\text{stim}}$  は入力刺激を表している。 また関数  $f_i$  は、

$$f_i(V, V_j) = (\alpha_i(V) + \beta_i(V)) \left( G_i(V) - G_i(V_j) \right) \frac{dG_i(V_j)}{dV_j}, \quad (10.5)$$

$$f_p(V, V_j) = (p_{\infty}(V) - p_{\infty}(V_j)) / \tau_p(V) \frac{dp_{\infty}(V_j)}{dV_j}, \quad (10.6)$$

$$f_u(V, V_j) = (u_{\infty}(V) - u_{\infty}(V_j)) / \tau_u(V) \frac{du_{\infty}(V_j)}{dV_j}, \quad (10.7)$$

$$G_i(V) = \frac{\alpha_i(V)}{\alpha_i(V) + \beta_i(V)}, \quad (10.8)$$

ここで  $i$  は  $h$ 、  $n$ 、  $q$ 、  $r$  に、  $j$  は  $x$ 、  $y$ 、  $z$  に対応する。 また、係数  $H_x(V)$  ( $x = h, n, p, q, r$ , or  $u$ ) は表 10.6.-10.10 に示す。 イオン電流についての関数は、

$$I_{\text{Na}}(V, x_1, x_2) = \bar{g}_{\text{Na}} x_1^3 x_2 (V - E_{\text{Na}}), \quad (10.9)$$

$$I_{\text{Kd}}(V, x_1) = \bar{g}_{\text{Kd}} x_1^4 (V - E_{\text{K}}), \quad (10.10)$$

$$I_{\text{M}}(V, x_1) = \bar{g}_{\text{M}} x_1 (V - E_{\text{K}}), \quad (10.11)$$

$$I_{\text{L}}(V, x_1, x_2) = \bar{g}_{\text{L}} x_1^2 x_2 (V - E_{\text{Ca}}), \quad (10.12)$$

$$I_{\text{T}}(V, x_1) = \bar{g}_{\text{T}} s_{\infty}^2 x_1 (V - E_{\text{Ca}}), \quad (10.13)$$

ここで

$$\alpha_m(V) = \frac{-0.32(V - V_{\text{T}} - 13)}{\exp[-(V - V_{\text{T}} - 13)/4] - 1}, \quad (10.14)$$

$$\beta_m(V) = \frac{0.28(V - V_{\text{T}} - 40)}{\exp[(V - V_{\text{T}} - 40)/5] - 1}, \quad (10.15)$$

$$\alpha_h(V) = 0.128 \exp[-(V - V_{\text{T}} - 17)/18], \quad (10.16)$$

$$\beta_h(V) = \frac{4}{1 + \exp[-(V - V_{\text{T}} - 40)/5]}, \quad (10.17)$$

$$\alpha_n(V) = \frac{-0.032(V - V_{\text{T}} - 15)}{0.5 \exp[-(V - V_{\text{T}} - 15)/5] - 1}, \quad (10.18)$$

$$\beta_n(V) = 0.5 \exp[-(V - V_{\text{T}} - 10)/40], \quad (10.19)$$



$$p_{\infty}(V) = \frac{1}{1 + \exp[-(V + 35)/10]}, \quad (10.20)$$

$$\tau_p(V) = \frac{\tau_{max}}{3.3 \exp[(V + 35)/20] + \exp[-(V + 35)/20]}, \quad (10.21)$$

$$\alpha_q(V) = \frac{0.055(-27 - V)}{\exp[-(27 - V)/3.8] - 1}, \quad (10.22)$$

$$\beta_q(V) = 0.94 \exp[-(75 - V)/17], \quad (10.23)$$

$$\alpha_r(V) = 0.000457 \exp[-(13 - V)/50], \quad (10.24)$$

$$\beta_r(V) = \frac{0.0065}{\exp[-(15 - V)/28] + 1}, \quad (10.25)$$

$$s_{\infty}(V) = \frac{1}{1 + \exp[-(V + V_a + 57)/6.2]}, \quad (10.26)$$

$$u_{\infty}(V) = \frac{1}{1 + \exp[(V + V_a + 81)/4]}, \quad (10.27)$$

$$\tau_u(V) = \frac{30.8 + (211.4 + \exp[(V + V_a + 113.2)/5])}{3.7(1 + \exp[(V + V_a + 84)/3.2])}. \quad (10.28)$$

である。以下に各ニューロンクラスについてのパラメータセットを示す。(表 6.6.-6.10)

表 10.6: 変数削減モデルの興奮性 RS クラスのパラメータ

| Par.                  | Value                         | Par.                  | Value                             |
|-----------------------|-------------------------------|-----------------------|-----------------------------------|
| $H_h(V)$              | $\frac{1}{1+\exp[0.5(V+20)]}$ | $H_n(V)$              | $1 - \frac{1}{1+\exp[0.5(V+20)]}$ |
| $H_q(V)$              | 0                             | $H_p(V)$              | 1                                 |
| $H_u(V)$              | 0                             | $H_r(V)$              | 0                                 |
| $g_{\text{leak}}$     | 0.0205                        | $\bar{g}_{\text{Na}}$ | 56                                |
| $\bar{g}_{\text{Kd}}$ | 6                             | $V_{\text{T}}$        | -56.2                             |
| $\bar{g}_{\text{M}}$  | 0.075                         | $\tau_{\text{max}}$   | 608                               |
| $\bar{g}_{\text{L}}$  | 0                             | $\bar{g}_{\text{T}}$  | 0                                 |
| $E_{\text{leak}}$     | -75                           | $C_m$                 | 1                                 |
| $E_{\text{Na}}$       | 50                            | $E_{\text{K}}$        | -90                               |
| $E_{\text{Ca}}$       | 120                           | $V_a$                 | 2                                 |

表 10.7: 変数削減モデルの抑制性 RS クラスのパラメータ

| Par.                  | Value                         | Par.                  | Value                             |
|-----------------------|-------------------------------|-----------------------|-----------------------------------|
| $H_h(V)$              | $\frac{1}{1+\exp[0.5(V+20)]}$ | $H_n(V)$              | $1 - \frac{1}{1+\exp[0.5(V+20)]}$ |
| $H_q(V)$              | 0                             | $H_p(V)$              | 1                                 |
| $H_u(V)$              | 0                             | $H_r(V)$              | 0                                 |
| $g_{\text{leak}}$     | 0.0133                        | $\bar{g}_{\text{Na}}$ | 10                                |
| $\bar{g}_{\text{Kd}}$ | 2.1                           | $V_{\text{T}}$        | -67.9                             |
| $\bar{g}_{\text{M}}$  | 0.098                         | $\tau_{\text{max}}$   | 934                               |
| $\bar{g}_{\text{L}}$  | 0                             | $\bar{g}_{\text{T}}$  | 0                                 |
| $E_{\text{leak}}$     | -56.2                         | $C_m$                 | 1                                 |
| $E_{\text{Na}}$       | 50                            | $E_{\text{K}}$        | -90                               |
| $E_{\text{Ca}}$       | 120                           | $V_a$                 | 2                                 |

表 10.8: 変数削減モデルの FS クラスのパラメータ

| Par.                  | Value  | Par.                  | Value |
|-----------------------|--------|-----------------------|-------|
| $H_h(V)$              | 0.5    | $H_n(V)$              | 0.5   |
| $H_q(V)$              | 0      | $H_p(V)$              | 1     |
| $H_u(V)$              | 0      | $H_r(V)$              | 0     |
| $g_{\text{leak}}$     | 0.038  | $\bar{g}_{\text{Na}}$ | 58    |
| $\bar{g}_{\text{Kd}}$ | 3.9    | $V_{\text{T}}$        | -57.9 |
| $\bar{g}_{\text{M}}$  | 0.0787 | $\tau_{\text{max}}$   | 502   |
| $\bar{g}_{\text{L}}$  | 0      | $\bar{g}_{\text{T}}$  | 0     |
| $E_{\text{leak}}$     | -70.4  | $C_m$                 | 1     |
| $E_{\text{Na}}$       | 50     | $E_{\text{K}}$        | -90   |
| $E_{\text{Ca}}$       | 120    | $V_a$                 | 2     |

表 10.9: 変数削減モデルの LTS クラスのパラメータ

| Par.                  | Value                        | Par.                  | Value                    |
|-----------------------|------------------------------|-----------------------|--------------------------|
| $H_h(V)$              | 0.5                          | $H_n(V)$              | 0.5                      |
| $H_q(V)$              | 0                            | $H_p(V)$              | $\frac{1}{1+\exp[V+70]}$ |
| $H_u(V)$              | $1 - \frac{1}{1+\exp[V+70]}$ | $H_r(V)$              | 0                        |
| $g_{\text{leak}}$     | 0.019                        | $\bar{g}_{\text{Na}}$ | 50                       |
| $\bar{g}_{\text{Kd}}$ | 4                            | $V_{\text{T}}$        | -50                      |
| $\bar{g}_{\text{M}}$  | 0.028                        | $\tau_{\text{max}}$   | 4000                     |
| $\bar{g}_{\text{L}}$  | 0                            | $\bar{g}_{\text{T}}$  | 0.4                      |
| $E_{\text{leak}}$     | -50                          | $C_m$                 | 1                        |
| $E_{\text{Na}}$       | 50                           | $E_{\text{K}}$        | -90                      |
| $E_{\text{Ca}}$       | 120                          | $V_a$                 | -7                       |

表 10.10: 変数削減モデルの IB クラスのパラメータ

| Par.                  | Value                                       | Par.                  | Value  |
|-----------------------|---|-----------------------|--|
| $H_h(V)$              | $\frac{1.9125}{1+\exp[-0.25(V+45)]}$        | $H_n(V)$              | $1 - \frac{1.9125}{1+\exp[-0.25(V+45)]} - 2.04\exp\left(\frac{-(V+52)^2}{18}\right)$ |
| $H_q(V)$              | $2.04\exp\left(\frac{-(V+52)^2}{18}\right)$ | $H_p(V)$              | 1  |
| $H_u(V)$              | 0   | $H_r(V)$              | 1  |
| $g_{\text{leak}}$     | 0.1   | $\bar{g}_{\text{Na}}$ | 50   |
| $\bar{g}_{\text{Kd}}$ | 4.2   | $V_{\text{T}}$        | -58  |
| $\bar{g}_{\text{M}}$  | 0.042                                       | $\tau_{\text{max}}$   | 1000   |
| $\bar{g}_{\text{L}}$  | 0.12  | $\bar{g}_{\text{T}}$  | 0  |
| $E_{\text{leak}}$     | -75   | $C_m$                 | 1  |
| $E_{\text{Na}}$       | 50  | $E_{\text{K}}$        | -90  |
| $E_{\text{Ca}}$       | 120   | $V_a$                 | 2  |