

ギャップ結合を持つパルスニューロン結合系における Stochastic Synchrony と同期特性

金丸 隆志[†] 合原 一幸^{††}

[†] 工学院大学 機械創造工学科 〒193-0802 東京都八王子市犬目町 139

^{††} 東京大学生産技術研究所・JST ERATO

E-mail: kanamaru [at] cc.kogakuin.ac.jp

あらまし 神経細胞集団には振動が見られるものの、各細胞の発火は低頻度でランダムであるというような同期状態が海馬などで見つかっている。一方、モデルにおいても類似した現象が見つかっており、stochastic synchrony と呼ばれ注目されている。通常の stochastic synchrony は力学系のリミットサイクルに対応する周期的同期であるが、今回我々は低次元カオスに対応する stochastic synchrony of chaos を見出したので報告する。さらに、各結合強度が同期特性に及ぼす影響についても報告する。(電子情報通信学会 研究技術報告, vol.106, no.588, (2007) pp.61-66.)

キーワード カオス, 同期, パルスニューラルネットワーク, stochastic synchrony

Stochastic Synchrony in a Pulse Neural Network with Gap Junctions

Takashi KANAMARU[†] and Kazuyuki AIHARA^{††}

[†] Faculty of Global Engineering, Kogakuin University, 139 Inume, Hachioji, Tokyo 193-0802, Japan

^{††} Institute of Industrial Science, University of Tokyo / JST ERATO

E-mail: kanamaru [at] cc.kogakuin.ac.jp

Abstract Stochastic synchrony of chaos was found in a pulse neural network composed of excitatory neurons and inhibitory neurons with gap junctions.

Key words chaos, synchronization, pulse neural network, stochastic synchrony

1. はじめに

1980年代より、脳を構成する神経細胞集団における振動・同期現象が様々な部位で観測されており、それらと脳の行方情報処理との関連が注目されている。例えば、猫に視覚刺激を与えると視覚皮質において40 Hzの集団振動が現われ、その刺激の性質によっては集団の振動間に同期が生じることが知られている。このような神経集団間の同期現象は視覚刺激のグルーピングを行うことによりバインディング問題を解決し得ると言われている。一方、海馬においては約200 Hzで振動するsharp waveや、約8 Hzのthetaリズム、約40 Hzのgammaリズムと呼ばれる同期振動が存在することが知られており、その発火間相関はSTDP学習則による学習の調節に関与し得ると言われている(レビューは文献[15]参照)。しかし、これらは未だ仮説段階であり、その役割とメカニズムについては多くの議論がある。

さらに、「弱い同期」と呼ばれる振動状態、即ち細胞集団の平均状態は振動を示すが各素子の発火の確率は低いという同期状態も視覚[16]、海馬[3]、[4]、[7]、[31]、小脳オリブ核[26]など脳の様々な部位で報告されている。BrunelらやTiesingaら

はこのような弱い同期振動をstochastic synchronyと呼んでいる[2]、[29]。この現象は生理学的なモデル研究[30]や理論的モデル研究[1]、[2]、[20]、[22]においても広く報告されており、現実の脳のダイナミクスとの関係が注目されている。stochastic synchronyを引き起こすメカニズムの候補の一つは、ネットワークが振幅の小さい振動を生成することである。もし神経細胞集団が振動を引き起こし、その振動が自分自身へのフィードバック入力となるとき、その振幅が小さく各素子の閾値以下であれば各素子の発火は確率的となり、stochastic synchronyが現われる[22]。このメカニズムはネットワークのフィードバック入力が引き起こす確率共振現象[12]、[27]としても理解できる。

我々の知る限り、これまでのモデリング研究においてstochastic synchronyは周期振動においてのみ見出されて来た。今回、我々はカオス振動におけるstochastic synchronyを見出したので報告する。第2章にて本論文で用いる興奮性集団と抑制性集団からなるパルスニューラルネットワークを定義する。このネットワークにおいて、素子数無限大の極限を取ることで得られるFokker-Planck方程式を数値的に解析し、系の分岐現象を調べる。抑制性集団に存在するギャップ結合により、振幅の小さ

いカオス振動が見られるようになることがわかる。第 3 章において、振幅の小さい振動が stochastic synchrony に対応することを確認し、第 4 章において、集団間各結合強度の同期における役割を調べる。第 5 章において結論を述べる。

2. 興奮性/抑制性ニューロンの結合系

以下では興奮性ニューロン N_E 個と抑制性ニューロン N_I 個からなるパルスニューラルネットワークを考える [21]。

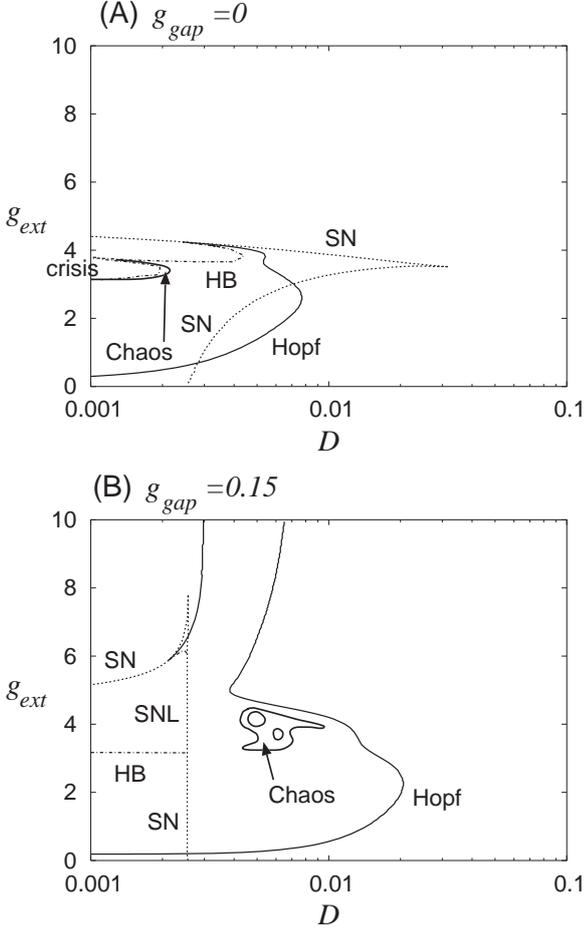


図 1 (D, g_{ext}) 平面における分岐図。典型的には、Hopf 分岐線と homoclinic 分岐線 (または SNL 分岐線) の間で同期振動が見られる。(A) $g_{gap} = 0$, (B) $g_{gap} = 0.15$ であり、ギャップ結合強度の増大により、 $g_{ext} > g_{int} = 5$ においても同期が見られるようになる。実線は Hopf 分岐線、点線は saddle-node (SN) または saddle-node on limit cycle (SNL) 分岐線、鎖線は homoclinic 分岐 (HB) または crisis 線。カオスが見られる領域の境界は滑らかではないので、ラフスケッチを描いた。

$$\tau_E \dot{\theta}_E^{(i)} = (1 - \cos \theta_E^{(i)}) + (1 + \cos \theta_E^{(i)}) \times (r_E + \xi_E^{(i)}(t) + g_{EE} I_E(t) - g_{EI} I_I(t)), \quad (1)$$

$$\tau_I \dot{\theta}_I^{(i)} = (1 - \cos \theta_I^{(i)}) + (1 + \cos \theta_I^{(i)}) \times (r_I + \xi_I^{(i)}(t) + g_{IE} I_E(t) - g_{II} I_I(t) + g_{gap} I_{gap}^{(i)}(t)), \quad (2)$$

$$I_X(t) = \frac{1}{2N_X} \sum_{j=1}^{N_X} \sum_k \frac{1}{\kappa_{kX}} \exp\left(-\frac{t-t_k^{(j)}}{\kappa_{kX}}\right), \quad (3)$$

$$I_{gap}^{(i)}(t) = \frac{1}{N_I} \sum_{j=1}^{N_I} \sin\left(\theta_I^{(j)}(t) - \theta_I^{(i)}(t)\right), \quad (4)$$

$$\langle \xi_X^{(i)}(t) \xi_Y^{(j)}(t') \rangle = D \delta_{XY} \delta_{ij} \delta(t-t'). \quad (5)$$

指数関数形の PSP を持つ化学結合の他に、抑制性ニューロンにはギャップジャンクションによる結合があることが特徴である。これは、皮質 [10], [11], [14] や海馬 [9], [23], [28], [32] の抑制性ニューロンにはギャップ結合が広く見られるという生理学知見に基づくものである。ギャップ結合は電気シナプスとも呼ばれ、物理系での拡散結合に対応するため、ネットワークに同期を促すことが知られている [6]。 X, Y は興奮性集団 E または抑制性集団 I のどちらかを表す。また、 $t_k^{(j)}$ は集団 X の j 番目の素子の k 回目の発火時刻であり、 $\theta_X^{(j)}$ が π を通過する時刻と定める。このモデルは slowly connected class 1 networks の canonical model [18], [19] を参考にしているため、class 1 のパルスニューロン結合系 [5] の一般的なモデルと考えることができる。簡単のため $g_{EE} = g_{II} \equiv g_{int}$, $g_{EI} = g_{IE} \equiv g_{ext}$ と定める。さらに、膜電位の時定数を $\tau_E = 1$, $\tau_I = 0.5$ とし、抑制性ニューロンの時定数を速くする。これは皮質の抑制性ニューロンは fast spiking cell であることが多いことをモデルに取りこむためである。さらに、シナプス時定数を $\kappa_E = 1$, $\kappa_I = 5$ とし、こちらは抑制性を遅くする。これは EPSP よりも IPSP の方が PSP の減衰が遅いことをモデルに取りこむためである。

ノイズ項 $\xi_X^{(i)}(t)$ と結合項 I_X が存在しないとき、 $r_X > 0$ が満たされると系は自励振動をする。一方、 $r_X < 0$ であれば素子は安定平衡点をもつ excitable system となる。この安定平衡点は

$$\theta_0 = -\arccos \frac{1+r_X}{1-r_X}, \quad (6)$$

であり、 r_X が 0 に近いと θ_0 は 0 に近づく。本研究では $r_X < 0$ を満たす excitable な素子を用いる。

今、この系における振動・同期現象に着目し、解析を行なう。 $N_E, N_I \rightarrow \infty$ の極限における系の振舞いは、Fokker-Planck 方程式 [13], [25] を用いて解析することができる。ネットワーク内の素子の発火に相関がない場合、Fokker-Planck 方程式の解は定常解となる。一方、素子の発火に相関がある場合、Fokker-Planck 方程式の解はリミットサイクルやカオストラクタのように時間的に変動する解が得られる。本論文ではこのように素子の発火に相関がある場合に「素子は同期している」と呼ぶことにする。このように、Fokker-Planck 方程式の解の振舞いを解析することで、ネットワークの同期特性を理解することができる。

Fokker-Planck 方程式の数値解析 ([20], [21]) によって得られた系の分岐図を図 1 に示した。パラメータとしてノイズ強度 D と興奮性/抑制性集団間結合強度 g_{ext} を取った。さらに、抑制性集団内のギャップ結合強度 g_{gap} の 2 つの値に対する分岐図の変化も表示した。ギャップ結合が存在しない場合の分岐図は図 1(A) である。典型的には Hopf 分岐線と homoclinic 分岐線 (または SNL 分岐線) の間で同期解が存在する。文献 [21] でも同様の解析を行なったが、それと今回の解析で異なるのは膜電位の時定数を $\tau_E = 1$, $\tau_I = 0.5$ 、シナプス時定数を $\kappa_E = 1$,

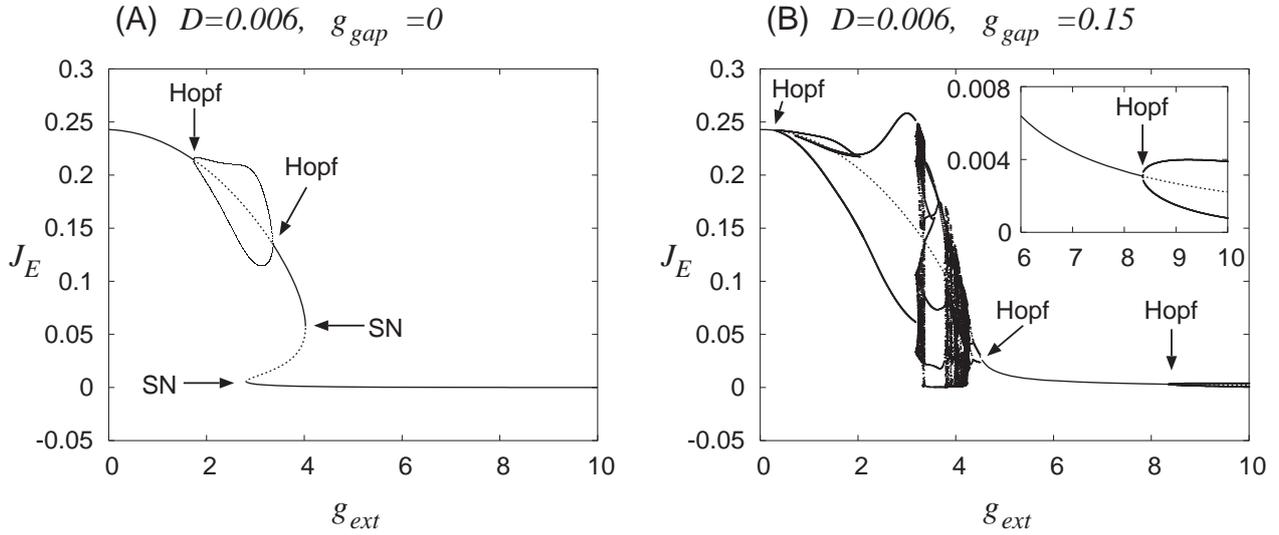


図2 平衡状態における興奮性集団の即時発火率 J_E の g_{ext} 依存性. 実線は安定平衡点で点線は不安定平衡点. 系に安定な周期解やカオストラクタが存在する場合は, その極大と極小の値も表示した. (A) $D = 0.006$, $g_{gap} = 0$ の場合. (B) $D = 0.006$, $g_{gap} = 0.15$ の場合. (B) では $6 \leq g_{ext} \leq 10$ の範囲の拡大図も表示した.

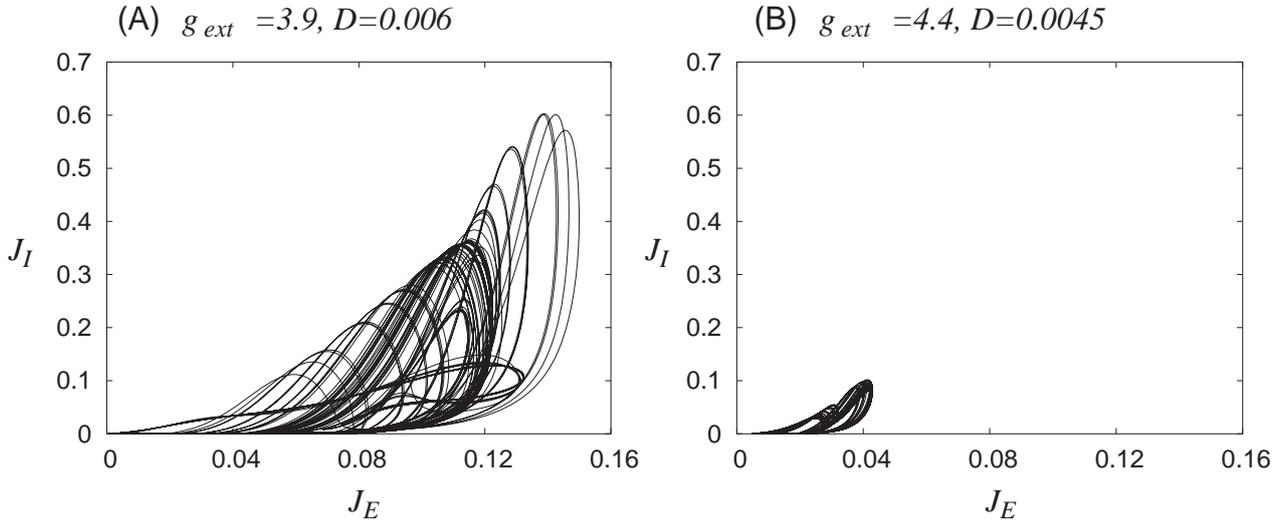


図3 (J_E, J_I) 平面で見られるカオストラクタ. J_E, J_I は興奮性/抑制性集団の即時発火率を表す. g_{ext} が大きくなるとアトラクタが小さくなるのがわかる. 結合強度は $g_{int} = 5$, $g_{gap} = 0.15$ に固定した.

$\kappa_I = 5$ として興奮性素子と抑制性素子のパラメータを非対称にしている点である. 非対称性を導入することで同期振動のパラメータ領域が狭くなっているが, 基本的な分岐構造は変化しておらず, この分岐構造は膜電位時定数やシナプス時定数の変化に対してロバストであることがわかる. また, homoclinic 分岐近くにてカオスが見られるが, crisis により消滅するためこのカオスが見られる領域は非常に狭いこともわかる.

なお, 図 1(A) から読み取るべきもう一つの事実は, 同期振動が $g_{ext} < g_{int} = 5$ の領域でのみ見られることである. これは過去の研究 [21] とも一致する. ここで, 興奮性集団と抑制性集団の確率流 J_E と J_I を考えよう. これらは興奮性/抑制性集団の即時発火率と解釈できる. 一般に, g_{ext} が大きくなり g_{int} に

近づくと, (J_E, J_I) 平面上の平衡点は原点に近づく. いま, 平衡状態における興奮性集団の即時発火率 J_E の g_{ext} 依存性を図示すると図 2(A) のようになり, g_{ext} の増大とともに J_E が小さくなる傾向があることがわかる.

ここで 図 1(B) のようにギャップ結合を導入すると, $g_{ext} > g_{int} = 5$ においても Hopf 分岐による同期振動領域が発達し, 振動の見られるパラメータ領域が広がることがわかる. $g_{ext} > g_{int}$ における振動領域の増大は文献 [20] において興奮性/抑制性素子の分岐パラメータを非対称に設定したとき ($r_E \neq r_I$) にも見られたが, これと同様な効果をギャップ結合がもたらすことがわかる. また, ギャップ結合強度 g_{gap} を大きくするとカオス領域が広がることもわかる (分岐図中のカオス領

域はラフスケッチである).

さらに, $g_{gap} = 0.15$ における J_E の平衡状態の g_{ext} 依存性を図 2(B) に示した. g_{ext} の増大とともに平衡状態の J_E の値は小さくなるが, 周期解やカオス解が $g_{ext} \sim 4.5$ 付近まで見られ, さらに $g_{ext} > 8.35$ においても周期解が見られることがわかる. このように比較的大きな g_{ext} で見られる周期解やカオス解は, 原点付近で小さい振幅を持つこともわかる.

(J_E, J_I) 平面上で見られる典型的なカオス運動を表示したのが図 3 である. 結合強度は $g_{gap} = 0.15, g_{int} = 5$ に固定した. 図 3(A) が $g_{ext} = 3.9$ におけるカオスアトラクタ, 図 3(B) が $g_{ext} = 4.4$ におけるカオスアトラクタであるが, 図 3(B) のアトラクタは図 3(A) のものに比べて小さいことに注意して欲しい. これは上で見たように g_{ext} が大きくなるほどアトラクタは原点に近付き小さくなるからである. 図 3(B) のように小さなカオスアトラクタが見られるのは, 分岐図 1(B) のように比較的大きな g_{ext} にもカオスが見られる領域が存在するからであると言える.

3. Stochastic Synchrony of Chaos

前章の解析結果により, この系における同期振動には以下の 2 点の特徴があることがわかった.

- ギャップ結合の導入により, 系にカオスが広く見られるようになる
- ギャップ結合の導入により見られるカオスは, g_{ext} が比較的大きい領域でもみられ, さらにそのカオスアトラクタは発火頻度の小さい平衡点付近で小さな振幅を持つ傾向がある. 原点に近く, 解軌道が小さいアトラクタは, 文献 [20], [22] で取扱った弱い同期 (weakly synchronized firings) をもたらす. すなわち, 集団発火率は時間的に変動し同期を示すが, 各同期発火中, 実際に発火している素子は一部のみであるという現象である. 同様の現象を Brunel らや Tiesinga らは stochastic synchrony と呼んでいる [2], [29]. 我々が知る限り, これまでの研究で扱われて来た stochastic synchrony は周期解によるもののみであるが, 今回我々はカオス解が引き起こす stochastic synchrony, すなわち stochastic synchrony of chaos を見出したので以下で紹介する.

図 3(A) のカオスアトラクタに対応する同期発火パターンを図 4 に示した. 図 3 は素子数無限大の極限で成り立つ Fokker-Planck 方程式の解であったが, 図 4 は, それに対応する素子数有限の系 ($N_E = N_I = 1000$) の振舞いである. 確率微分方程式 (1), (2) 式は, これらを Stratonovich の確率微分方程式とみなし, 文献 [24] の方法を用いて積分した. さらに, 即時発火率 J_X ($X = E$ or I) は以下で定義した.

$$J_X(t) \equiv \frac{1}{N_X d} \sum_{i=1}^{N_X} \sum_j \Theta(t - t_j^{(i)}), \quad (7)$$

$$\Theta(t) = \begin{cases} 1 & \text{for } 0 \leq t < d \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}, \quad (8)$$

図 4(B) からわかるように, 興奮性素子は同期発火時に少なくとも 1 回以上発火しているの, stochastic synchrony は見ら

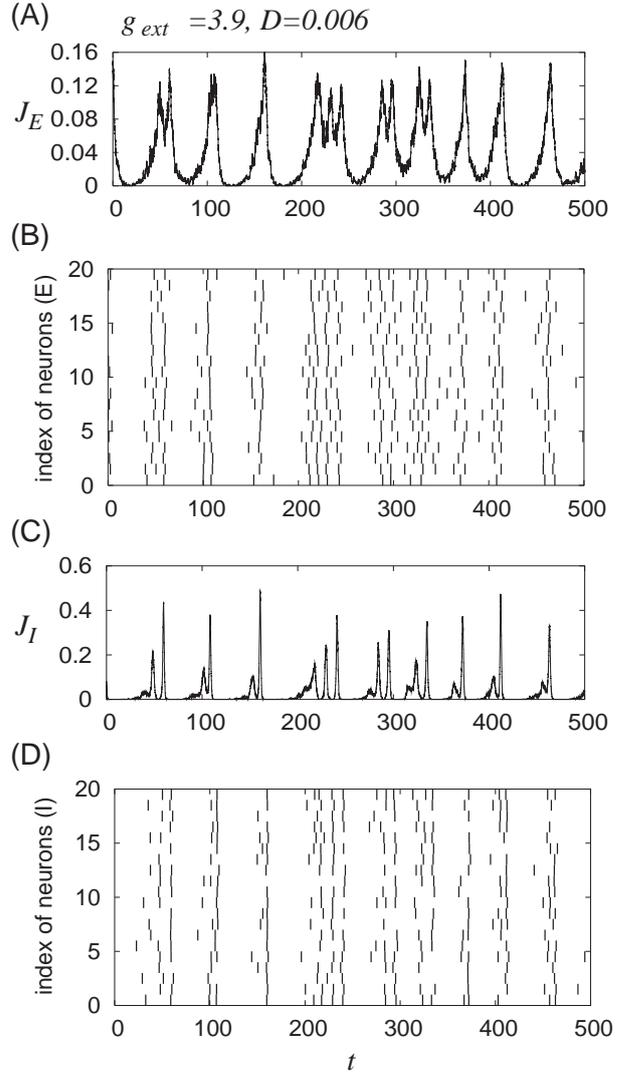


図 4 図 3(A) のカオスアトラクタに対応する素子の発火のラスタプロット ($g_{int} = 5, g_{ext} = 3.9, g_{gap} = 0.15, D = 0.006$). 同期発火時に, 各素子は 1 回または複数回発火している. (B) 興奮性集団, (D) 抑制性集団であり, $N_E = N_I = 1000$ 素子のうち, それぞれ 20 素子のみ表示. (A) と (C) は即時発火率. 興奮性素子は同期発火時に少なくとも 1 回以上発火しているの, stochastic synchrony は見られない.

れない. ノイズを含んだ系なので, 我々の系で見られる典型的な「同期発火」は図 4 のようなものであり, 完全同期とはならないことにも注意して欲しい.

一方, 図 3(B) のカオスアトラクタに対応する同期発火パターンは図 5 である. こちらの場合, 素子の発火のラスタプロットは J_E と J_I の変動に対して確率的な発火を示し, 特に, J_E と J_I のピーク位置 (同期発火時刻) 付近で発火している素子は全体のうち一部であることが見て取れる. このような発火は stochastic synchrony と呼ばれるが, 特にここで我々が紹介した現象はそのカオス版, すなわち stochastic synchrony of chaos と呼ぶべき現象である. 図 3(B) からわかるように, この現象はネットワークの平均場振動の振幅が小さく, それが各素子に閾値以下の振動を引き起こすことが原因で引き起こされる [22].

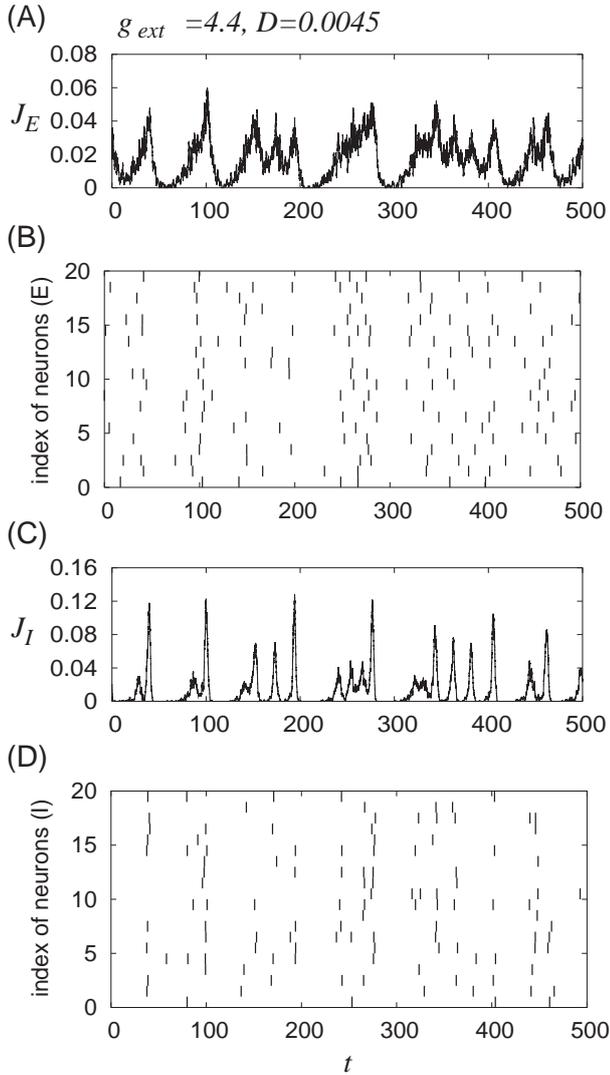


図5 図3(B)のカオストラクタに対応する素子の発火のラスタプロット ($g_{int} = 5$, $g_{ext} = 4.4$, $g_{gap} = 0.15$, $D = 0.0045$). stochastic synchrony of chaosが見られる。(B)興奮性集団、(D)抑制性集団であり、 $N_E = N_I = 1000$ 素子のうち、それぞれ20素子のみ表示。(A)と(C)は即時発火率。興奮性素子/抑制性素子ともに同期時に発火する素子は一部のみであり、stochastic synchronyが見られる。

4. 各結合の役割

ここまでの解析で、興奮性素子集団と抑制性素子集団からなるネットワークにおいて、集団間の結合を変化させることでカオスを含む様々な同期振動が見られることが明らかになった。本章では、それらの同期振動において g_{EE} , g_{IE} , g_{EI} , g_{II} という各結合がどのような役割を果たしているのかを調べる。

まず、これまでの章では $g_{EE} = g_{II} = g_{int}$, $g_{IE} = g_{EI} = g_{ext}$ なる制約を設けて同期振動の存在を調べてきた。ここで、 g_{int} と g_{ext} の値を同期振動が存在する領域内で定め、 g_{EE} , g_{IE} , g_{EI} , g_{II} のうち一つだけを変化させたときの同期振動の変化を調べる。観測量は興奮性集団の即時発火率 J_E の分散 $\text{Var}(J_E)$ とする。これは非同期発火時に0、同期振動が存在するとき正の

値を取る量であるので、同期の程度を調べる指標となる。図6

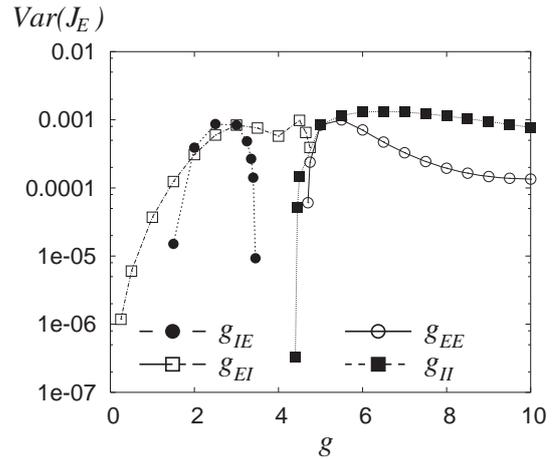


図6 $g_{EE} = g_{II} = 5$, $g_{IE} = g_{EI} = 4.4$, $g_{gap} = 0.15$, $D = 0.0045$ なる状態 (図3(B) および図5と同じ) から一つの結合強度のみを変化させたときの即時発火率の分散 $\text{Var}(J_E)$ の変化。

が、4つの結合強度 g_{EE} , g_{IE} , g_{EI} , g_{II} のうち一つだけを変化させたときの即時発火率の分散 $\text{Var}(J_E)$ の変化であるが、この図より以下の性質を読み取ることができる。

- 同期振動が見られるためには全ての結合が必要である
- 同期振動が見られるための g_{IE} , g_{EI} はある一定範囲に限られているため tuning が必要であるが、 g_{EE} , g_{II} は十分大きければよい
- g_{IE} と g_{EI} は g_{EE} と g_{II} よりも小さいときに強い同期が見られる

なお、 g_{int} , g_{ext} , g_{gap} , D は全て図3(B) および図5と同じ条件、すなわち stochastic synchrony of chaosが見られる領域としたが、他のパラメータ領域でも同様の性質が見られた。

5. 結論

本論文では抑制性ニューロンにギャップ結合がある興奮性/抑制性パルスニューラルネットワークにおける同期現象を調べた。素子数無限大の極限で成り立つ Fokker-Planck 方程式を数値解析することで系の分岐現象を解析した。その結果、ギャップ結合の導入により、系にカオスが広く見られるようになること、さらに、ギャップ結合の導入により見られるカオスは g_{ext} が比較的大きい領域でもみられ、さらにそのカオストラクタは発火頻度の小さい平衡点付近で小さな振幅を持つ傾向があることがわかった。

発火頻度の小さい平衡点付近で小さな振幅を持つ振動は stochastic synchrony, すなわち、集団運動には振動がみられるが一素子の発火頻度は小さいという同期現象に対応している。今回我々が見出したのは振幅の小さなカオストラクタであるから、その発火は stochastic synchrony of chaos と呼ばれるべき同期発火であった。また、同期発火には全ての結合 g_{EE} , g_{IE} , g_{EI} , g_{II} が必要であり、 g_{IE} と g_{EI} には tuning が必要であることがわかった。

stochastic synchrony は、スパースに結合したネットワーク

モデルで見出されることが多い [1], [30] が, 本研究で用いたネットワークの素子は全結合していた. そのため, 結合にランダムさがなくても stochastic synchrony は存在しうることがわかる. さらに, 図 5(B), (D) をみるとわかるように, 今回報告した stochastic synchrony は興奮性/抑制性集団のどちらでも観測された. これは各集団の即時発火率 J_E と J_I とのピークが共に小さな値を取るためである. アトラクタの形状によっては, 興奮性集団あるいは抑制性集団のどちらかのみ stochastic synchrony が見られるということも起こり得ることが分かるであろう.

系に stochastic synchrony が見られるとき, そのネットワークに属する 1 素子はその同期振動の生成に関与しているものの, その寄与は小さい. そのため, その素子は同時に他の同期集団の形成にも関与できる可能性がある. もしそのようなダイナミクスが実現されれば, ダイナミカルセルアセンブリ [8], [17] の確率的な実現と言うことができるであろう. そのようなダイナミクスの可能性を追求することは今後の課題である.

Acknowledgement

本研究の一部は, 文部科学省科学研究補助金 (若手研究 B) 課題番号 17700226 および特定領域研究「脳の高次機能学」課題番号 17022012 の一環として行われた.

文 献

- [1] Brunel, N. (2000). Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. *Journal of Computational Neuroscience*, 8, 183–208.
- [2] Brunel, N. & Hansel, D. (2006). How noise affects the synchronization properties of recurrent networks of inhibitory neurons. *Neural Comput.*, 18, 1066–1110.
- [3] Buzsáki, G., Horváth, Z., Urioste, R., Hetke, J., & Wise, K. (1992). High-frequency network oscillation in the hippocampus. *Science*, 256, 1025–1027.
- [4] Csicsvari, J., Hirase, H., Czurko, A., & Buzsáki, G. (1998). Reliability and state dependence of pyramidal cell-interneuron synapses in the hippocampus: an ensemble approach in the behaving rat. *Neuron*, 21, 179–189.
- [5] Ermentrout, B. (1996). Type I membranes, phase resetting curves, and synchrony. *Neural Comput.*, 8, 979–1001.
- [6] Ermentrout, B. (2006). Gap junctions destroy persistent states in excitatory networks. *Phys. Rev. E*, 74, 031918.
- [7] Fisahn, A., Pike, F. G., Buhl, E. H., & Paulsen, O. (1998). Cholinergic induction of network oscillations at 40 Hz in the hippocampus in vitro. *Nature*, 394, 186–189.
- [8] Fujii, H., Ito, H., Aihara, K., Ichinose, N., & Tsukada, M. (1996). Dynamical cell assembly hypothesis – Theoretical possibility of spatio-temporal coding in the cortex. *Neural Networks*, 9, 1303–1350.
- [9] Fukuda, T., & Kosaka, T. (2000). Gap junctions linking the dendritic network of GABAergic interneurons in the hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 20, 1519–1528.
- [10] Galarreta, M. & Hestrin, S. (1999). A network of fast-spiking cells in the neocortex connected by electrical synapse. *Nature*, 402, 72–75.
- [11] Galarreta, M. & Hestrin, S. (2001). Electrical synapses between GABA-releasing interneurons. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 425–433.
- [12] Gammaitoni, L., Hänggi, P., Jung, P., & Marchesoni, F. (1998). Stochastic resonance. *Reviews of Modern Physics*, 70, 223–287.
- [13] Gerstner, W. & Kistler, W. (2002). *Spiking Neuron Models* (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
- [14] Gibson, J. R., Beierlein, M., & Connors, B. W. (1999). Two networks of electrically coupled inhibitory neurons in neocortex. *Nature*, 402, 75–79.
- [15] Gray, C. M. (1994). Synchronous oscillations in neuronal systems: mechanisms and functions. *J. Comput. Neurosci.*, 1, 11–38.
- [16] Gray, C. M. & Singer, W. (1989). Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86, 1698–1702.
- [17] Hebb, D. O. (1949). *The Organization of Behavior – a neuropsychological theory* (John Wiley, New York).
- [18] Izhikevich, E. M. (1999). Class 1 neural excitability, conventional synapses, weakly connected networks, and mathematical foundations of pulse-coupled models. *IEEE Trans. Neural Networks*, 10, 499–507.
- [19] Izhikevich, E. M. (2000). Neural excitability, spiking and bursting. *Int. J. Bifurcation and Chaos*, 10, 1171–1266.
- [20] Kanamaru, T. (2006). Analysis of synchronization between two modules of pulse neural networks with excitatory and inhibitory connections. *Neural Comput.*, 18, 1111–1131.
- [21] Kanamaru, T. (2006). Blowout bifurcation and on-off intermittency in pulse neural networks with multiple modules. *Int. J. Bifurcation and Chaos*, 16, 3309–3321.
- [22] Kanamaru, T. & Sekine, M. (2004). An analysis of globally connected active rotators with excitatory and inhibitory connections having different time constants using the nonlinear Fokker-Planck equations. *IEEE Transactions on Neural Networks*, 15, 1009–1017.
- [23] Katsumaru, H., Kosaka, T., Heizmann, C. W., & Hama, K. (1988). Gap junctions on GABAergic neurons containing the calcium-binding protein parvalbumin in the rat hippocampus (CA1 region). *Experimental Brain Research*, 72, 363–370.
- [24] Klauder, J. R. & Petersen, W. P. (1985). Numerical integration of multiplicative-noise stochastic differential equations. *SIAM J. Numer. Anal.*, 22, 1153–1166.
- [25] Kuramoto, Y. (1984). *Chemical oscillations, waves, and turbulence* (Springer, Berlin).
- [26] Lang, E. J., Sugihara, I., & Llinás, R. (1996). GABAergic modulation of complex spike activity by the cerebellar nucleolus pathway in rat. *Journal of Neurophysiology*, 76, 255–275.
- [27] Longtin, A. (1993). Stochastic resonance in neuron models. *Journal of Statistical Physics*, 70, 309–327.
- [28] Strata, F., Atzori, M., Molnar, M., Ugolini, G., Tempia, F., & Cherubini, E. (1997). A pacemaker current in dye-coupled hilar interneurons contributes to the generation of giant GABAergic potentials in developing hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 17, 1435–1446.
- [29] Tiesinga, P. H. E., & José, J. V., (2000). Robust gamma oscillations in networks of inhibitory hippocampal interneurons. *Network*, 11, 1–23.
- [30] Traub, R. D., Miles, R., & Wong, K. S., (1989). Model of the origin of rhythmic population oscillations in the hippocampal slice. *Science*, 243, 1319–1325.
- [31] Whittington, M. A., Traub, R. D., Kopell, N., Ermentrout, B., & Buhl, E. H., (2000). Inhibition-based rhythms: experimental and mathematical observations on network dynamics. *International Journal of Psychophysiology*, 38, 315–336.
- [32] Zhang, Y., Velazquez, J. L. P., Tian, G. F., Wu, C.-P., Skinner, F. K., Carlen, P. L., & Zhang, L. (1998). Slow oscillations (≤ 1 Hz) mediated by GABAergic interneuronal networks in rat hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 15, 9256–9268.