

ギャップ結合を含むパルス素子結合系の同期における Watts-Strogatz 的結合組み換えの影響

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 ギャップ結合を含むパルスニューラルネットワークの同期現象について調べる。これまでの研究において、素子数無限大の極限で成り立つ Fokker-Planck 方程式を解析し、様々な同期現象を見出して来た。この解析は素子間の結合が一様ランダムか一様全結合であるときに成り立つが、現実の脳内のダイナミクスを考える上では一様結合だけではなく局所結合をも考慮する必要があると思われる。そこで、Watts-Strogatz 的結合つなぎ換えをネットワークに導入し、局所結合から一様結合への中で起こる現象を調べる。(電子情報通信学会 研究技術報告, vol.107, no.542, (2008) pp.175-180.)

キーワード パルスニューラルネットワーク, 同期, カオス, Watts-Strogatz, 結合つなぎ換え

The effects of Watts-Strogatz's rewiring to the synchronous firings 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 The synchronous firings in a pulse neural network connected by both chemical and electrical synapses with Watts-Strogatz's rewiring are examined. It was found that the instantaneous synchronization emerges from the distant neurons by increasing the rewiring probability.

Key words pulse neural network, synchronization, chaos, Watts-Strogatz, rewiring of connections

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、それらと脳の行う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 [7] 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。

この振動・同期のメカニズムを探るため、これまで素子数無限大の極限で成り立つ Fokker-Planck 方程式を解析し、様々な同期現象を見出して来た [10], [11]。この解析は素子間の結合が一様ランダムか一様全結合であるときに成り立つが、現実の脳内のダイナミクスを考える上では一様結合だけではなく局所結合をも考慮する必要があると思われる。そこで、Watts-Strogatz 的結合つなぎ換えをネットワークに導入し、局所結合から一様結合への中で起こる現象を調べる。

第 2. 章にて本論文で用いるパルスニューラルネットワークを定義する。これは興奮性素子集団と抑制性素子集団からなり、生理学的知見を参考に、興奮性/抑制性素子間でシナプス時定数等のパラメータは非対称とする。さらに、抑制性集団にはギャップ結合を導入する。第 3. 章において、本研究で取り扱う Watts-Strogatz 的な結合つなぎ換えについて解説する [16], [17]。結合つなぎ換えを導入するのは化学シナプスによ

る結合のみとし、ギャップ結合は局所結合のままであるとする。第 4. 章においては結合つなぎ換え率が $p = 1$ である際に見られる同期ダイナミクスを紹介する。これはスパースなランダム結合に対応する。第 5. 章においては $p < 1$ の場合のダイナミクスを解説する。 p を小さな値から大きな値に変化させてゆくと、 $p \simeq 0.2$ で発火クラスターが大きくなり、 $p \simeq 0.5$ で一様同期が発達することがわかる。第 6. 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 2 次元平面に配置された興奮性ニューロンと抑制性ニューロンからなるパルスニューラルネットワークを考える [11]。平面上の位置 (i, j) (ただし $1 \leq i \leq N_x, 1 \leq j \leq N_y$) には興奮性素子と抑制性素子が 1 つずつ配置されており、ネットワーク内での興奮性素子と抑制性素子の個数はともに $N_x N_y$ である。このとき、興奮性素子と抑制性素子の内部状態 $\theta_E^{(i,j)}$, $\theta_I^{(i,j)}$ は以下のダイナミクスに従う。

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

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

$$I_X^{(i,j)}(t) = \frac{1}{2 \#A^{(i,j)}(p, k)} \times \sum_{(m,n) \in A^{(i,j)}(p, k)} \sum_l \frac{1}{\kappa_X} \exp\left(-\frac{t - t_l^{(m,n)}}{\kappa_X}\right), \quad (3)$$

$$I_{gap}^{(i,j)}(t) = \frac{1}{\#A^{(i,j)}(0, k)} \times \sum_{(m,n) \in A^{(i,j)}(0, k)} \sin\left(\theta_I^{(m,n)}(t) - \theta_I^{(i,j)}(t)\right), \quad (4)$$

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

結合には指数関数形の 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 [4]~[6] や海馬 [3], [12], [15], [18] 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 [2]。 $A^{(i,j)}(p, k)$ は位置 (i, j) 上の素子へ結合する素子のインデックスの集合であり、 $\#A^{(i,j)}(p, k)$ はその要素数であるとし、簡単のため興奮性集団と抑制性集団とで共通であるとする。 p は結合のつなぎ換えの割合、 k は結合距離であり、次章で解説する。また、 $t_l^{(m,n)}$ は集団 X の位置 (m, n) における素子の l 回目の発火時刻であり、 $\theta_X^{(m,n)}$ が π を通過する時刻と定める。なお、 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。このモデルは slowly connected class 1 networks の canonical model [8], [9] を参考にしているため、class 1 のパルスニューロン結合系 [1] 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 $\xi_X^{(i,j)}(t)$ 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。

次章以降において、この系における振動・同期現象に着目し、解析を行なう。

3. Watts-Strogatz 的結合つなぎ換えと Small World Network

本章では位置 (i, j) 上の素子へ結合する素子のインデックスの集合 $A^{(i,j)}(p, k)$ について解説する。 p は結合つなぎ換えの割合、 k は結合距離であった。まず、結合つなぎ換えの割合 p が 0 である場合、 $A^{(i,j)}(0, k)$ は以下の様に局所結合であるとする。

$$A^{(i,j)}(0, k) = \left\{ (m, n) \mid 1 \leq d(i, j, m, n) \leq \frac{k}{2} \right\}, \quad (7)$$

$$d(i, j, m, n) = |i - m| + |j - n|, \quad (8)$$

ただし、2 次元平面は周期境界条件を満たすとし、さらに結合は (i, j) と (m, n) 間で対称に存在するとする。(4) 式にあるように、ギャップ結合による結合は常にこの局所結合 $A^{(i,j)}(0, k)$ によって結合している。いま、一つの素子と距離 d にある素子

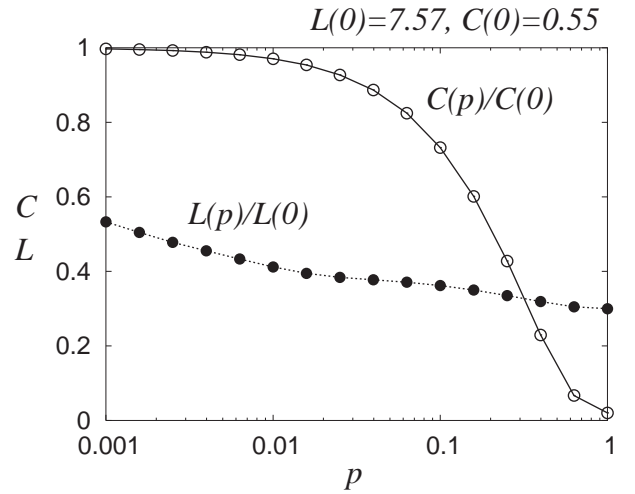


図 1 $N_x = N_y = 100, k = 14$ の 2 次元ネットワークにおける $L(p)$ と $C(p)$ の p 依存性。 $0.01 \leq p \leq 0.1$ の領域のネットワークは一般に small world network と呼ばれる。

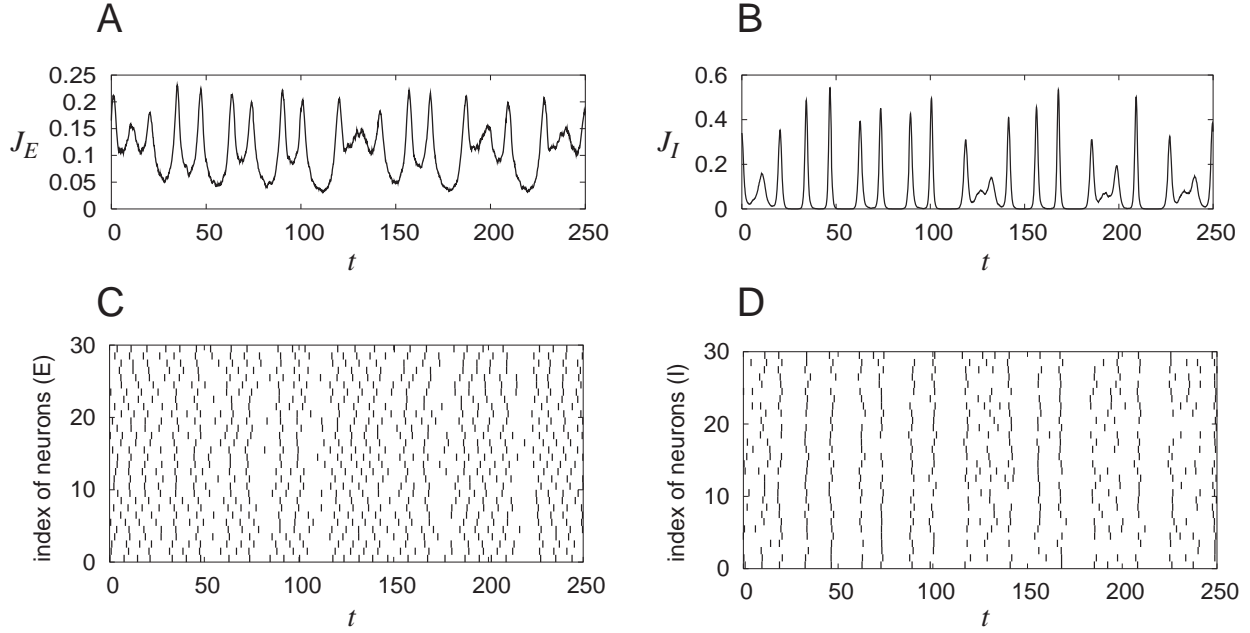


図 2 $N_x = N_y = 100$, $k = 14$, $p = 1$ のネットワークにおける素子の発火. ネットワークのパラメータは $g_{gap} = 0.10$, $g_{int} = 5$, $g_{ext} = 3.5$, $D = 0.004$ とした. A, B: 興奮性素子集団と抑制性素子集団の発火率 J_E , J_I の時間変化. J_E と J_I が時間的に変動することは系に同期が存在することを意味する. C, D: それに対応する素子の発火時刻のラスタプロット. 興奮性/抑制性各集団に属する 10000 素子のうち, それぞれ 30 素子のみ表示した. つなぎ換え率が $p = 1$ であるため, 空間依存性のない一様な同期発火となる.

の数は $4d$ 個あるので,

$$\#A^{(i,j)}(0, k) = \sum_{d=1}^{k/2} 4d, \quad (9)$$

$$= \frac{k(k+2)}{2}, \quad (10)$$

がわかる.

次に, 文献 [17] と同様にこの結合のつなぎ換えを以下の手順で行い, $A^{(i,j)}(p, k)$ を得る.

- 全ての結合 ($N_x N_y \#A^{(i,j)}(0, k)/2$ 個) の中から, つなぎ換えを行う結合を重ならないように p の確率で選ぶ. ただし, 2つの素子間には対称に結合が存在するが, それを「1つ」としてカウントする. 選ばれた結合の数は $N_x N_y p \#A^{(i,j)}(0, k)/2$ となる.

- 選ばれた結合をランダムにつなぎ換える. その際, 自分自身との結合を作らないこと, $A^{(i,j)}(0, k)$ に含まれなかった結合とすること, 一つの格子対に二本の結合をつくらないこと, という制約を課す. なお, つなぎ換え後も結合は対称である.

化学シナプスによる結合はこのつなぎ換え後の結合 $A^{(i,j)}(p, k)$ とする.

以下では, $N_x = N_y = 100$, $k = 14$ のネットワークを主に考える. つなぎ換えを行わないときの任意の位置 (i, j) における結合数は (10) 式より $\#A^{(i,j)}(0, 14) = 112$ となるから結合率は $112/10000 = 0.0112$ であり, スパースなネットワークと言える.

複雑ネットワークの理論では, 結合のつなぎ換えによって得られたネットワークの特徴を平均頂点間距離 $L(p)$ とクラスター係数 $C(p)$ で評価することが多い. $L(p)$ は, つなぎ換え率 p のネットワークで位置 (i, j) から (m, n) へ到達するために通らなければならない結合の最小の個数を全ての 2 点の組合せで平均したものである. また $C(p)$ は, 3 つの素子を選んだ際その全てに結合がある確率として定義される.

$N_x = N_y = 100$, $k = 14$ の 2 次元ネットワークにおける $L(p)$ と $C(p)$ の p 依存性を示したのが図 1 である. $0.01 \leq p \leq 0.1$ の領域では「 $L(p)$ が小さく $C(p)$ が大きい」状態が実現しており, この領域でのネットワークは一般に small world network と呼ばれる.

次章以降では, つなぎ換え率 p の変化によりネットワーク内の同期がどのような影響を受けるかについて調べてゆく.

4. $p = 1$ の場合: 一様ランダム結合

まず, $p = 1$ の場合について取り扱う. $p = 1$ の場合, 化学シナプス結合は結合範囲 $A^{(i,j)}(0, k)$ に存在しない, ギャップ結合は結合範囲 $A^{(i,j)}(0, k)$ にしか存在しない, という制約はあるものの, 素子間の結合はほぼ一様ランダム結合と見なすことができ, その場合文献 [11] で取り扱った Fokker-Planck 方程式による解析が有効である. この解析により, 素子数無限大の極限におけるネットワークの確率分布の挙動を調べることができる.

図 2 に $N_x = N_y = 100$, $k = 14$, $p = 1$ のネットワークにおける素子の発火を示した. ネットワークのパラメータは $g_{gap} = 0.10$, $g_{int} = 5$, $g_{ext} = 3.5$, $D = 0.004$ とし, 以後この

パラメータを主に用いる。図 2A, B はそれぞれ興奮性素子集団と抑制性素子集団の即時発火率 J_E, J_I の時間変化である。即時発火率は

$$J_X(t) \equiv \frac{1}{N_x N_y} \sum_{(i,j)} J_X^{(i,j)}(t), \quad (11)$$

$$J_X^{(i,j)}(t) \equiv \frac{1}{w} \sum_l \Theta(t - t_l^{(i,j)}), \quad (12)$$

$$\Theta(t) = \begin{cases} 1 & \text{for } 0 \leq t < w \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}, \quad (13)$$

にて定義した ($w = 1$ とした)。 J_E と J_I が時間的に変動しているが、これは素子の発火に同期が存在することを意味する。さらに、後に見るように J_E と J_I の時間変化はカオス的であると考えられる。

図 2A, B に対応する素子の発火時刻のラスタプロットが図 2C, D である。興奮性/抑制性各集団に属する 10000 素子のうち、それぞれ 30 素子のみ表示した。なお、素子のインデックスは位置 (i, j) にある素子のインデックスを $jN_x + i$ として表示した。つなぎ換え率が $p = 1$ であるため、空間依存性のない同期発火となる。このネットワークで見られる同期発火は、図 2 に見られるように同期の程度が弱い場合が多い。

図 2A, B の J_E, J_I を (J_E, J_I) 平面に描いたのが図 3A である。一般に、ネットワークに周期的同期が見られるときの (J_E, J_I) 平面上の軌道はリミットサイクルとなるが、図 3A の軌道はより複雑な構造を持つことが見て取れる。素子数無限大の極限で成り立つ Fokker-Planck 方程式の数値解を (J_E, J_I) 平面上の軌道として描いたのが図 3B であり、低次元カオスアトラクタが見られることがわかる。さらに、数値的に計算したリアプノフ数は正になることも確認できる [10]。このことから、図 3A に見られる軌道もカオス性を有すると考えられる。

なお、図 3A と B とに誤差が見られる原因は、図 3A は素子数 10000 の有限数素子ネットワークの結果であること、そしてこの有限数素子のネットワークの抑制性集団内ギャップ結合は局所的にしか存在しない ((4) 式) ことが挙げられる (Fokker-Planck 方程式ではギャップ結合も一様に存在することを仮定している)。

5. $p < 1$ の場合

前章で見たように、つなぎ換え率が $p = 1$ の時にはネットワークに周期同期やカオス同期が見られることがわかる。本章では、 $p < 1$ においてこれらの同期が p の変化によって受ける影響を調べる。

以下では、素子の発火間相関を調べよう。距離が d 離れた二つの素子の時間遅れ δ における発火相関 $C_{XY}(\delta, d)$ を次式で定義する ($X, Y = E$ or I)。

$$C_{XY}(\delta, d) = \left\langle C_{XY}^{(i,j),(m,n)}(\delta) \right\rangle_{d(i,j,m,n)=d}, \quad (14)$$

$$C_{XY}^{(i,j),(m,n)}(\delta) = \frac{1}{\sigma_X \sigma_Y} \left\langle \Delta J_X^{(i,j)}(t) \Delta J_Y^{(m,n)}(t + \delta) \right\rangle_t \quad (15)$$

$$\Delta J_X^{(i,j)}(t) = J_X^{(i,j)}(t) - \left\langle J_X^{(i,j)}(t) \right\rangle_t, \quad (16)$$

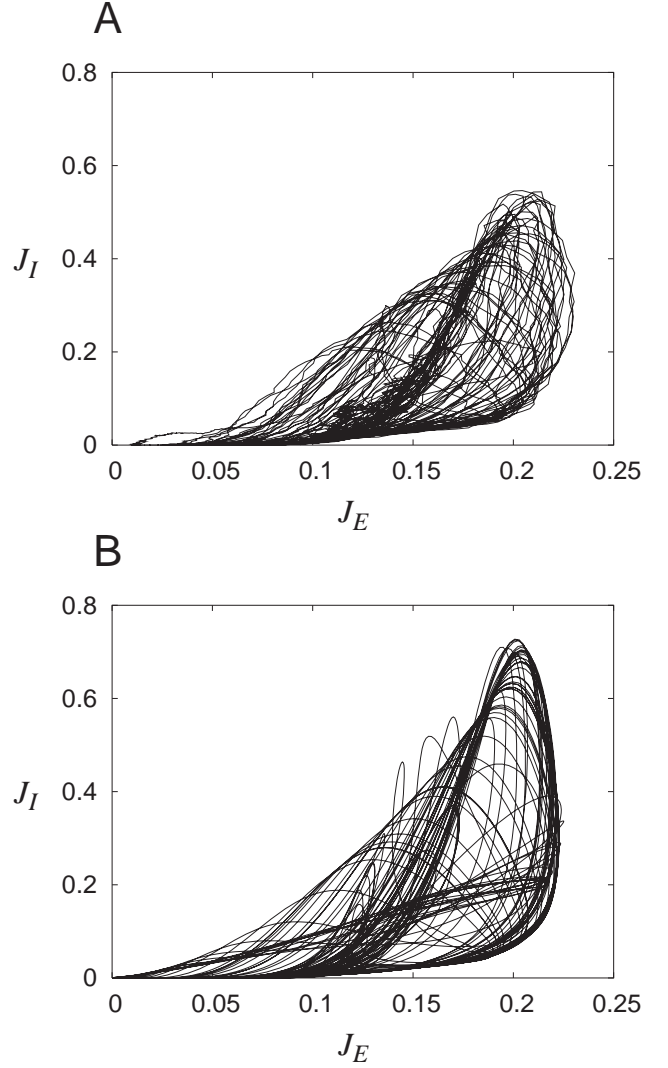


図 3 A: 図 2A, B の J_E, J_I を (J_E, J_I) 平面に描いたときに得られるアトラクタ。 B: 素子数無限大の極限で成り立つ Fokker-Planck 方程式の解析によって得られたカオスアトラクタ。

$$\sigma_X = \sqrt{\left\langle \left(\Delta J_X^{(i,j)}(t) \right)^2 \right\rangle_t}. \quad (17)$$

ここで、 $\langle \cdot \rangle_{d(i,j,m,n)=d}$ は距離 d だけ離れた二点 (i, j) と (m, n) に関する平均、 $\langle \cdot \rangle_t$ は時間平均を表す。

$p = 0, p = 0.175$ における $C_{EE}(\delta, d)$ を図示したのが図 4 である。距離としては $d = 7, d = 8, d = 15$ の 3 つを選んだ。なお、距離 $d = 7$ とは結合距離 $k = 14$ のネットワークの $p = 0$ における局所結合 $A^{(i,j)}(0, k)$ において最も遠くから結合している素子までの距離を表している。

$p = 0$ における $C_{EE}(\delta, d)$ を図示した図 4A を見るとわかるように、 $C_{EE}(\delta, d)$ が極大値を取る時間遅れ δ は距離 $d = 7$ と $d = 15$ において 0 でない値をとっていることがわかる。これは、素子の発火が波のように伝播することの現れである。ただし、 $d = 8$ においては時間遅れ δ は 0 となっており、対象の素子と同期して発火する傾向があることがわかる。この現象については図 5 にて後に改めて解説する。

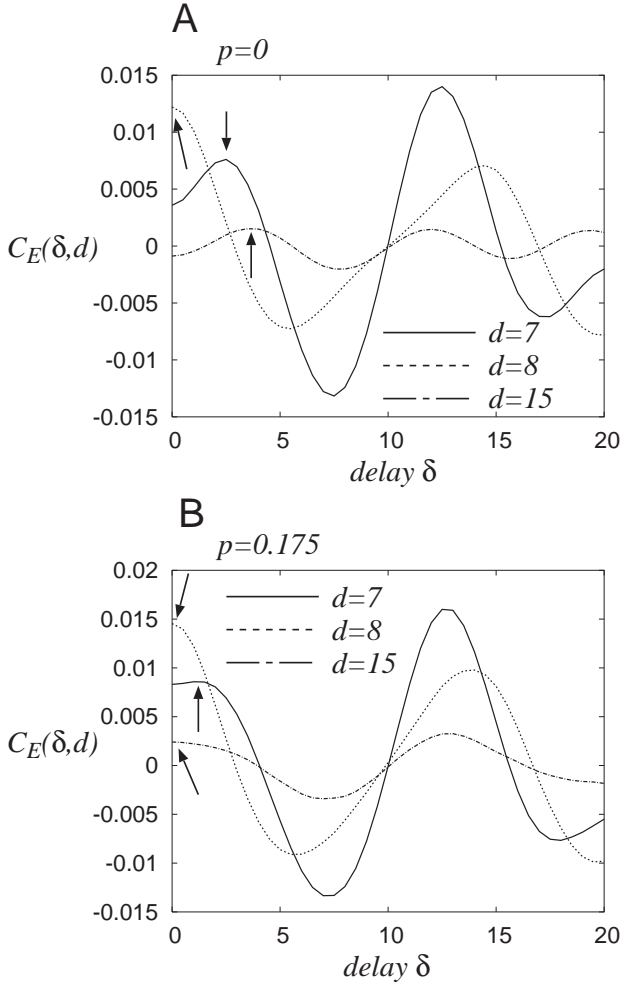


図4 (A) $p=0$, (B) $p=0.175$ における $C_{EE}(\delta, d)$. 矢印は、最も小さい δ における C_{EE} の極大値の位置を表している。

図4Bに示された $p=0.175$ の場合、距離の離れた $d=15$ におけるピークは $\delta=0$ に移動しており、系に同期が広まっていることがわかる。

いま、図4の各図において、最も小さい時間遅れにおける極大値を C_{EE}^0 、そのときの時間遅れを δ_{EE}^0 として d に対して図示したのが図5である。図5Aより、距離 $d \leq 7$ では C_{EE}^0 は単調減少するが、 $d=8$ で一旦 C_{EE}^0 が増加していることがわかる。先程も述べたように、距離 $d=7$ とは結合距離 $k=14$ のネットワークの $p=0$ における局所結合 $A^{(i,j)}(0, k)$ において最も遠くから結合している素子までの距離を表している。そして、つなぎ換え率 p を大きくしてゆくと、距離の遠い $d \geq 8$ の素子から $p=1$ における収束値に近付いてゆくことがわかる。

また、図5Bより、 $p=0$ のとき、 $1 \leq d \leq 4$ および $8 \leq d \leq 13$ のみで $\delta_{EE}^0 = 0$ となることがわかる。これを d の小さい方から順に解説しよう。 $1 \leq d \leq 4$ で $\delta_{EE}^0 = 0$ となるのは、この範囲の素子が同期して発火する確率が高い、すなわちサイズ4程度のクラスターを形成するからであると考えられる。そして、 $5 \leq d \leq 7$ で $\delta_{EE}^0 \neq 0$ となるのはこのクラスターを成す素子の発火が波のように遅れて伝播したからであると考えられる。次に $8 \leq d \leq 13$ の範囲で $\delta_{EE}^0 = 0$ となるのは、中心のクラス

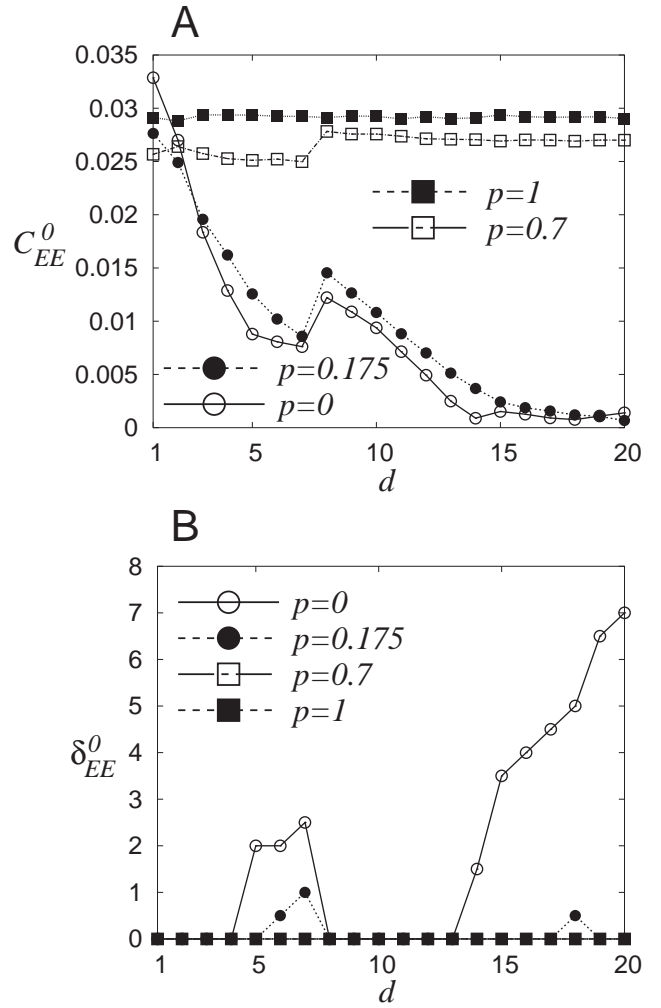


図5 A: C_{EE}^0 および B: δ_{EE}^0 の距離 d に関する依存性。

ターからこの程度離れた位置に別のクラスターが同時発生しているからであると考えられる。そして、 $d \geq 14$ ではこれらの発火がやはり波のように伝播する。

そして、図5Bの $p=0.175$ のグラフより、 p を大きくすると発火クラスターが大きくなることがわかる。さらに、 $p=0.7$ のグラフをみると、 $d \leq 20$ の範囲では素子は遅れなしで同期発火する傾向があることがわかる。すなわち、 p を大きくするにつれ、クラスターが大きくなりつつ一様同期が発達してゆくことがわかる。

一方、 C_{EE}^0 と δ_{EE}^0 を p に対して図示したのが図6である。図6Aにあるように、傾向としては p の増大とともに C_{EE}^0 は $p=1$ における収束値に近付いており、特に $p \simeq 0.5$ 程度で急激に値が変化することがわかる。 $d=7$ における値よりも $d=8$ における値の方が大きいのは図5Aに示されている $d=8$ での C_{EE}^0 の増大による効果である。また、図6Bに見られるように、極大を与える時間遅れ δ_{EE}^0 は p の増大とともに0に収束するが、その収束は距離の遠い $d=15$ の方が早く、 $p \simeq 0.2$ 程度でクラスターが急激に成長することがわかる。

このように、 $p \simeq 0.2$ におけるクラスターの拡大と $p \simeq 0.5$ における C_{EE} の急激な変化を経てネットワークが一様な同期を

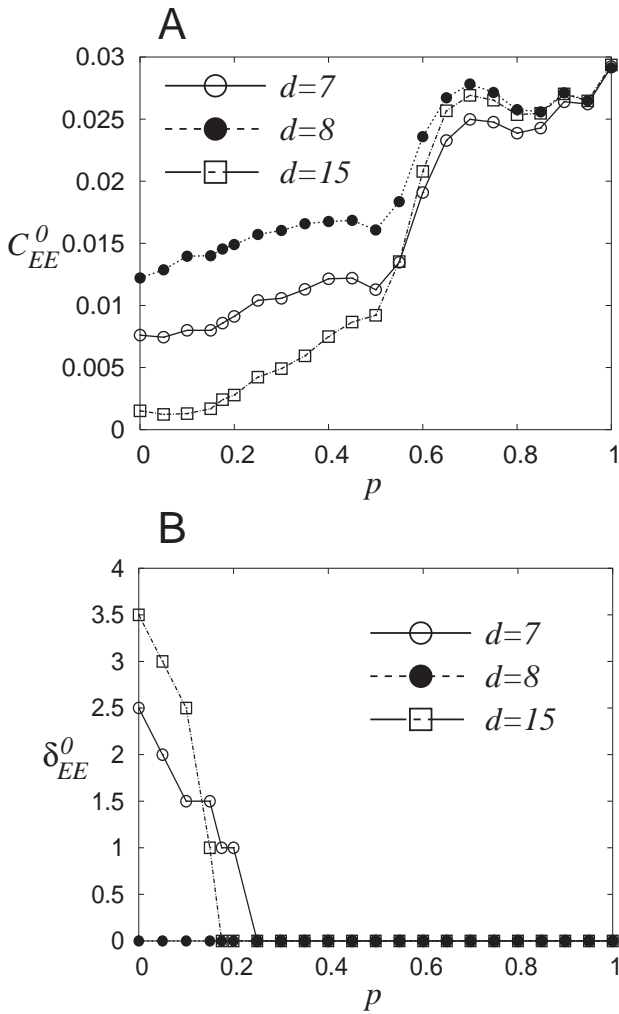


図6 A: 相関 $C_{EE}(\delta, d)$ の遅れ δ に対する極大値 C_{EE}^0 の p 依存性, B: 極大値を与える時間遅れ δ_{EE}^0 の p 依存性.

獲得することがわかる.

6. 結 論

脳内の振動・同期のメカニズムを探るため, Watts-Strogatz 的結合つなぎ換えを導入したパルスニューラルネットワークの同期現象を解析した. ネットワークには興奮性素子と抑制性素子があり, 抑制性素子にはギャップ結合が存在する. 結合つなぎ換えを導入するのは化学シナプスによる結合のみとし, ギャップ結合は局所結合であるとした.

結合つなぎ換え率 p が $p=1$ のときのネットワークはスパースな一様ランダム結合に対応し, 過去の研究 [10], [11] で得られたのと同様な同期発火が見られた.

一方, 小さい p ではクラスター状の素子の発火が波のように伝播し, p を大きくしてゆくと, $p \simeq 0.2$ 程度でクラスターが急激に拡大することがわかった. そして, $p \simeq 0.5$ 程度で素子間の相関が急激に変化し, ネットワーク内に一様な同期が発達することがわかった. なお, 講演にて触れるが $p=0.7$ 程度で既に系にカオスが見られており, これは結合のつなぎ換えにより誘発されたカオス (Rewiring-induced chaos) と解釈することもできる. なお, 我々の過去の解析は $p=1$ の一様に結合する

ネットワークの解析であったが [10], [11], この結果によると, 過去の解析は $p \geq 0.7$ 程度のネットワークにもある程度適用できることがわかった.

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] Ermentrout, B. (1996). Type I membranes, phase resetting curves, and synchrony. *Neural Comput.*, 8, 979–1001.
- [2] Ermentrout, B. (2006). Gap junctions destroy persistent states in excitatory networks. *Phys. Rev. E*, 74, 031918.
- [3] Fukuda, T., & Kosaka, T. (2000). Gap junctions linking the dendritic network of GABAergic interneurons in the hippocampus. *The Journal of Neuroscience*, 20, 1519–1528.
- [4] Galarreta, M. & Hestrin, S. (1999). A network of fast-spiking cells in the neocortex connected by electrical synapse. *Nature*, 402, 72–75.
- [5] Galarreta, M. & Hestrin, S. (2001). Electrical synapses between GABA-releasing interneurons. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 425–433.
- [6] Gibson, J. R., Beierlein, M., & Connors, B. W. (1999). Two networks of electrically coupled inhibitory neurons in neocortex. *Nature*, 402, 75–79.
- [7] Gray, C. M. (1994). Synchronous oscillations in neuronal systems: mechanisms and functions. *J. Comput. Neurosci.*, 1, 11–38.
- [8] 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.
- [9] Izhikevich, E. M. (2000). Neural excitability, spiking and bursting. *Int. J. Bifurcation and Chaos*, 10, 1171–1266.
- [10] Kanamaru, T. (2006). Blowout bifurcation and on-off intermittency in pulse neural networks with multiple modules. *Int. J. Bifurcation and Chaos*, 16, 3309–3321.
- [11] Kanamaru, T. & Aihara, K. (2008). Stochastic synchrony of chaos in a pulse coupled neural network with both chemical and electrical synapses among inhibitory neurons. *Neural Computation*, (in press).
- [12] 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.
- [13] Lago-Fernández, L. F., Corbacho, F. J., & Huerta, R. (2001). Connection topology dependence of synchronization of neural assemblies on class 1 and 2 excitability. *Neural Networks*, 14, 687–696.
- [14] Masuda, N. & Aihara, K. (2004). Global and local synchrony of coupled neurons in small-world networks. *Biological Cybernetics*, 90, 302–309.
- [15] 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.
- [16] Strogatz, S. H., (2001). Exploring complex networks. *Nature*, 410, 268–276.
- [17] Watts, D. J. & Strogatz, S. H., (1998). Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *Nature*, 393, 440–442.
- [18] 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*, 18, 9256–9268.