뉴런의 스파이크 응답 모델과 코딩

이 호 석
뉴미디어학과 공과대학 호서대학교
hslee@office.hoseo.ac.kr

Spike Response Model and Coding of Neurons

Ho Suk Lee
New Media Dept. College of Engineering Hoseo University

요 약

본 논문은 스파이크 뉴런의 응답 모델에 대하여 논의한다. 먼저, 스파이크 뉴런의 코딩 방법과 스파이크 기능에 대하여 논의하고, 커널 함수의 중첩(superposition)에 의한 스파이크 뉴런의 활동 전위 구성에 대하여 논의한다. 이 방법은 IF(Integrate-and-Fire) 뉴런 모델에서 사용하는 활동 전위 방정식보다 일반적인 것이라는 것을 설명하였다. 다음에 스파이크 출력의 기능으로서 우연성 동시 검출과 가중치 계산을 논의하고 뉴런 집단(population)의 스파이크 출력에 대하여 논의한다.

Abstract

This paper discusses the spike response model of neurons. First, this paper discusses the coding of spikes, the function of spikes, and the construction of the spikes of neurons by the superposition of simple kernel functions. This paper discusses the method of kernel superposition is general than the response of the IF (Integrate-and-Fire) neuron model, too. Next, this paper discusses the coincidence detection and the input weight computation of spiking neurons and the activity of neuron populations in some detail.

1. 서 론

두뇌를 구성하는 뉴런에 대하여 간략히 설명하면 다음과 같다. 뉴런은 두뇌를 구성하는 신경 세포로서, 작고 매혹적이고 다양하다. 기린의 구심성 신경 세포중에는 길이가 450cm나 되는 축색돌기를 가진 것도 있다. 그러나 전형적인 미세한 신경 세포의 축색돌기의 길이는 100μm이다. 대뇌 피질을 구성하는 피라미드 모양 세포는 스파이크를 통하여 통신을 한다. 망막을 구성하는 수평 세포는 스파이크를 사용하지 않고 통신을 한다. 어떤 세포는 스파이크를 400km/h의 속도로 전달하고, 또 어떤 세포는 2km/h의 속도로 스파이크를 전달한다. 소뇌를 구성하는 Purkinje 세포는 약 200,000개의 시냅스 연결을 구성하고, 망막의 신경절(retina ganglion) 세포는 약 500개의 시냅스 연결을 구성한다. 두뇌를 구성하는 신경 세포의 종류는 수천가지이며, 신경 세포의 수는 10^{10}, 그리고 시냅스 연결의 수는 10^{13}, 총 길이는 72km, 그리고 대략 100종류의 신경 전달 물질이 존재한다. 뉴런과 외부사이의 전압 차이는 대략 -65mv이고 뉴런은 많은 수의 시냅스들을 통하여 연결된 외부 뉴런으로부터 활성 전위(action potential)가 전달받아 이들 활성 전위의 총 전압의 합이 대략 50mv를 초과하면 축색돌기를 통하여 자신의 활성 전위를 발생시킨다. 활성 전위를 발생시키고 나면 순간적으로 전압은 -80mv 정도로 떨어졌다가 다시 -65mv로 되돌아온다[1].

이 논문에서는 근래에 많이 연구되고 있는 스파이크 뉴런의 수학적 모델인 SRM(Spike Response Model)에 대하여 논의한다. SRM 모델의 중요 생각은 뉴런이 출력하는 PSP(Post-Synaptic Potential)과 뉴런의 반응불응기(refractoriness)를 연속적인 수학적 함수로 생각하고, 이를 간단한 커널(kernel) 함수의 중첩(superposition)으로 표시하여 구성하는 것이다[2][3][4].

2. 스파이크 뉴런 모델

2.1 뉴런 스파이크 코딩

뉴런 스파이크 코딩의 종류에는 비율(rate) 코드와 펄스(pulse) 코드가 있다. 비율 코드라는 것은 평균 코드를 의미하며, 여기에는 시간에 대한 평균(average over time), 측정에 대한 평균(average over runs), 그리고 뉴런 집단에 대한 평균(average over neuron population) 등을 생각할 수 있다. 시간에 대한 평균을 구하는 경우에 시간 간격은 일반적으로 100ms 혹은 500ms를 사용한다. 그러나 30~40ms 정도 되는 갑작스러운 자극에 반응하는 경우를 생각하면 시간에 대한 평균은 적절하지 않은 것으로 보이기도 한다. 측정에 대한 평균의 경우는 동일한 자극을 여러번 반복하여 적용한 다음에 결과를 PSTH(Peri-Stimulus-Time-Histogram) 방식으로 나타내는 것이다. 뉴런 집단을 대상으로 자극을 부여한 다음에 측정을 하는 방법도 있다. 다음은 각각의 경우를 나타내는 식이다.

시간 평균 코드 : $v = \dfrac{n}{T}$

측정 평균 코드 : $\rho = \dfrac{1}{\Delta t}\dfrac{n(t;t+\Delta t)}{K}$ (1)

집단 평균 코드 : $A = \dfrac{1}{\Delta t}\dfrac{n_{act}(\Delta t)}{N}$

펄스 코드에는 첫 번째 스파이크(time-to-first-spike) 코드, 위상(phase) 코드, 동시(synchrony) 코드, 그리고 역 상관(reverse correlation) 코드 등이 있다. 첫 번째 스파이크 코드는 뉴런의 스파이크에서 오직 첫 번째 스파이크만이 중요한 의미가 있다고 생각하고 코딩하는 방식이다. 두뇌에는 전역 변수의 역할을 하는 진동(oscillation) 들이 있다. 뉴런의 스파이크들은 진동을 기준으로 정보를 코딩할 수 있다. 뉴런 스파이크 발생의 동시성을 기준으로 하여 코딩을 수행할 수 있다. 그리고 스파이크가 발생하기 이전까지의 경과 과정을 고려하고 이 과정들의 평균을 구하여 코딩을 수행하는 것을 역 상관 코딩이라고 한다.

2.2 PSP 커널 함수

커널 함수의 중첩을 설명하기 위하여, 현재의 뉴런을 i라고 할 경우에 이전 뉴런 j의 스파이크 출력 시간을 기록할 필요가 있다.

$$T_j = \{t_j^k, 1 \leq k \leq n\} \quad (2)$$

또, 다른 방법으로는 뉴런 전압 $v_j(t)$는 문턱값 V_θ를 초과하면 발생하므로 다음과 같이 표기할 수 있다.

$$T_j = \{t | v_j(t) = V_\theta\} \quad (3)$$

시간 t_j^k 에서 발생한 이전시냅스(presynapse) 전위는 흥분(excitatory) PSP 혹은 억제(inhibitory) PSP (EPSP 혹은 IPSP)이다. PSP를 나타내는 커널 함수를 다음과 같이 정의한다.

$$k_{ji}(t) = \left[\exp(-\frac{t}{\tau_m}) - \exp(-\frac{t}{\tau_s})\right]u(t) \quad (4)$$

여기서, τ_m 과 τ_s 는 시간 상수로서 함수의 증가와 감소를 조절한다. 위 식을 축색돌기의 시간 지연을 고려하여 변형하면 다음과 같다.

$$k_{ji}(t-\triangle) = \left[\exp(-\frac{t-\Delta^{ax}}{\tau_m}) - \exp(\frac{t-\Delta^{ax}}{\tau_s})\right]u(t-\Delta^{ax}) \quad (5)$$

커널 함수에 대하여 가중치 w_{ji} 를 생각할 수 있다. 가중치 값이 양수가 되면 EPSP를 나타내는 것이 되고 가중치 값이 반대로 음수가 되면 IPSP를 나타내는 것이 된다. 이제 이러한 가중치를 고려하여 뉴런 i에 전달된 스파이크들의 합은 다음과 같이 나타낼 수 있다.

$$v_i(t) = \sum_j \sum_{t_j^k \in T_j} w_{ji} k_{ji}(t - t_j^k) \qquad (6)$$

여기서, 첫 번째 합은 모든 이전 뉴런에 대한 합을 나타내기 위한 것이며, 두 번째 합은 T_j 에 있는 개별적인 스파이크 출력 시간을 나타내기 위한 것이다.

스파이크가 출력된 다음에 뉴런은 반응 불응기(refractory period)를 가지게 된다. 이것은 다음의 커널 함수를 사용하여 나타낼 수 있다.

$$\nu_i(t) = -V_\theta \exp(-\frac{t}{\tau}) u(t) \qquad (7)$$

여기서, τ 는 시간 상수로서 지수 함수의 감소를 조절하는 기능을 한다. 이제 식 (5)와 식 (6)을 합하여 완전한 PSP식을 구성하면 다음과 같다.

$$v_i(t) = \sum_{t_i^k \in T_j} \nu_i(t - t_i^k) + \sum_j \sum_{t_j^k \in T_j} w_{ji} k_{ji}(t - t_j^k) \qquad (8)$$

만약에 제일 마지막 스파이크의 반응 불응기만을 고려한다면 위 식 (7)은 다음과 같이 될 수 있다.

$$v_i(t) = \nu_i(t - t_i^n) + \sum_j \sum_{t_j^k \in T_j} w_{ji} k_{ji}(t - t_j^k) \qquad (9)$$

위 식 (8)을 일반적으로 SRM 이라고 부른다. 또한 위 식 (8)에서 $v_i(t) = V_\theta$ 로 놓고 수식을 정리하면 다음과 같다.

$$\sum_j \sum_{t_j^k \in T_j} w_{ji} k_{ji}(t - t_j^k) = V_\theta - \nu_i(t - t_i^n)$$
$$= V_\theta + V_\theta(-\frac{t - t_i^n}{\tau}) u(t - t_i^n) \qquad (10)$$

이 식의 오른쪽 부분을 동적 문턱값(dynamic threshold) 이라고 한다.

2.3 Integrate-and-Fire 뉴런 모델

Integrate-and-Fire 뉴런 모델은 축전지(capacitor) C와 저항 R이 병렬로 연결되어 있고 전류 $I(t)$에 의하여 전류를 공급받는 것으로 구성한다. 다음은 Integrate-and-Fire 뉴런 모델을 나타내는 식이다.

$$\tau_m \frac{du}{dt} = -u(t) + RI(t) \qquad (11)$$

여기서, $\tau_m = RC$ 이다. 스파이크 출력을 고려하여 이 식을 수정하면 다음과 같다.

$$\tau_m \frac{du_i}{dt} = -u_i(t) + RI_i(t) + RI_i^{out}(t) \qquad (12)$$

이 식을 적분하면 다음 식을 구할 수 있다.

$$u_i(t) = \sum_{t_i^{(f)} \in T_i} \eta(t - t_i^{(f)}) + \sum_{j \in T_i} w_{ij} \sum_{t_j^{(f)} \in T_i} \epsilon(t - t_j^{(f)}) \qquad (13)$$

이 식은 스파이크 뉴런 모델 식 (8)과 거의 동일하다. 다만, 식 (9)이 식 (13)보다 좀 더 일반적이다.

2.4 스파이크 뉴런의 기능

스파이크 뉴런의 기능을 논의하자. 스파이크 뉴런은 우연성 동시 검출(coincidence detection) 기능을 가진다. 뉴런에 스파이크들이 거의 동시에 입력되는 경우에는 해당 뉴런은 출력 스파이크를 만들 수가 있다. 시간 간극이 많이 떨어져서 스파이크들이 입력이 되면 입력 스파이크들의 중첩 효과가 거의 없어서 뉴런의 체세포는 문턱값을 넘는 전위를 만들 수가 없으며 출력 스파이크는 생성되지 않게 된다. 이러한 기능을 동시발생 검출기능이라고 한다. 즉, 단 하나의 스파이크 뉴런은 요소 구분(element distinctness) 기능을, $ED_n : R^n \rightarrow \{0,1\}$, 효과적으로 수행할 수 있다. 요소 구분 기능이란, 스파이크 발생 시간, $t_1, t_2, \ldots, t_n$ 을 나타내는 어느 두 개의 이전 시냅스의 스파이크 발생이 일정한 시간 간격 안에 존재하는지를 계산하는 것이다. 즉, 다음과 같이 나타낼 수 있다.

$$ED_n(t_1, \ldots, t_n) = \begin{cases} 1, \mathrm{if}\ (j \neq i) \mathrm{and} |t_j - t_i| \leq d_1 \\ 0, \mathrm{if}\ |t_j - t_i| \geq d_2\ \forall j \neq i \end{cases} \qquad (14)$$

따라서 만약에, n개의 實數 $x_1, x_2, \ldots, x_n$을 스파이크 발생 시간에 따른 n개의 뉴런으로 코딩한다면, 그리고 뉴런의 출력을 1과 0로 하여, 1은 숫자가 동일한(거의 동일한) 것을 의미하는 것으로 하고 0은 숫자가 동일하지 않은 것을 의미한다면, 위 식 (10)에 의하여 숫자가 동일한지 아닌지를 알 수 있다. 즉, 스파이크가 숫자를 코딩한 것이라면, 스파이크 뉴런의 출력은 입력된 숫자들이 동일한(거의 동일한) 숫자인지를 검출할 수 있다.

반면에, 일반 뉴런에서는 요소 구분 문제에 대하여 다음과 같은 정리가 성립한다.

(정리 1) 문턱값을 가지는 일반 뉴런의 경우에 요소 구분(ED) 기능을 수행하기 위해서는 첫 번째 층에 최소한 $\log(n!) \geq \frac{n}{2} \times \log n$ 개의 뉴런이 존재하여야 한다.

(정리 2) 임의의 sigmoidal 함수를 가지는 feedforward 네트워크의 경우에 요소 구분(ED) 기능을 수행하기 위해서는 최소한 $\frac{n-4}{2}$ 개의 뉴런이 존재하여야 한다.

뉴런은 모든 입력 뉴런들이 거의 동시에 스파이크를 발생시켜야 따라서 스파이크를 발생시킬 수가 있다. 이런 경우는 모든 이전 시냅스의 뉴런들이 일정한 간격 안에서 스파이크를 발생시켜야 한다. 이런 경우에 스파이크 뉴런은 시간 공간 안에서 RBF(Radial Basis Function)와 같은 기능을 수행할 수 있다. 이것을 시간 방사 기본 함수(TRBF, Temporal Radial Basis Function)이라고 한다. 즉, 스파이크 뉴런 i는 모든 이전 j 뉴런들이 시간 t_j 에 스파이크를 발생시켜야 출력을 할 수가 있다. 이것을 식으로 나타내면 $t_j \approx T_{input} - \Delta_{ij}$ 이다. 여기서 출력 지연 Δ_{ij}는 RBF의 중심점 역할을 한다. 스파이크 뉴런이 RBF와 같은 기능을 수행한다는 것은 Hopfield에 의하여 이미 알려 졌으며, 더욱이 Hopfield는 입력 신호 y_j 에 log를 취하여 $x_j = \log y_j$ 형태로 바꾸어 $t_j = T_{input} - x_j$ 와 같이 생각하는 것의 장점을 제시하였다. 이와 같은 코딩 방식은 매우 다양한 빛 조명 환경에서 패턴을 인식하는 기능과 관련이 있다는 주장이 제기 되었다[2][3].

스파이크 뉴런은 가중치 합을 계산할 수 있다. 세포의 전위는 선형 함수의 합으로 나타낼 수 있다고 하였다. 만약 뉴런 i가 시간 t_i에서 스파이크를 발생시킨다면 다음과 같이 식을 구성할 수가 있다.

$$\sum_j w_{ji} k_{ji}(t_i - t_j) = V_\theta \qquad (15)$$

시간 $t_i - (t_j + \Delta_{ji})$ 에서 이 식에 대한 근사식을 구하면 다음과 같이 표현할 수 있다.

$$\sum_j w_{ji} k_{ji}(t_i - t_j) \approx \sum_j w_{ji} m_{ji}(t_i - (t_j + \Delta_{ji})) = V_\theta \qquad (16)$$

이 식으로부터 뉴런 i에 대한 스파이크 발생 시간을 다음과 같이 계산할 수 있다.

$$t_i = \frac{V_\theta}{\sum_j w_{ji} m_{ji}} + \frac{\sum_j w_{ji} m_{ji}(t_j + \Delta_{ji})}{\sum_j w_{ji} m_{ji}} \qquad (17)$$

여기서 $M = \sum_j w_{ji} m_{ji}$ 로 하고, $t_j = T_I - x_j$ 로 하면, 식 (13)은 다음과 같이 정리된다.

$$t_i = \frac{V_\theta}{M} + \sum_j \frac{w_{ji} m_{ji}}{M}(T_I - x_j + \Delta_{ji})$$
$$= T_o - \sum_j \tilde{w}_{ji} x_j \qquad (18)$$

여기서,

$$T_o = \frac{V_\theta}{M} + \sum_j \frac{w_{ji} m_{ji}}{M}(T_I + \Delta_{ji}) \qquad (19)$$

$$\tilde{w}_{ji} = \frac{w_{ji} m_{ji}}{M} \qquad (20)$$

따라서 식 (14)로부터, 뉴런 i의 스파이크 발생 시간은 입력 스파이크에 대한 가중치 합을 계산하여 나타냄을 알 수 있다.

스파이크 뉴런은 일반 연속 함수에 대하여 근사값 계산을 할 수 있다. 즉, 스파이크 뉴런은 가중치 합을 계산할 수 있는 기능을 사용하여 임의의 정확도로 연속 함수를 근사할 수 있다. 다음과 같이 sat(x) 함수를 정의한다.

$$sat(x) = \begin{cases} x, \mathrm{if}\ 0 \leq x \\ x, \mathrm{if}\ x \leq 1 \\ 0, \mathrm{if}\ x \leq 0 \\ 1, \mathrm{if}\ x \geq 1 \end{cases} \qquad (21)$$

이 경우에 뉴런 i가 이전 뉴런 j의 스파이크 출력 시간인 $t_j = T_{input} - x_j$ 에 대응하여 다음과 같이 스파이크를 출력하도

록 하면 입력 함수를 근사할 수 있다.

$$t_i = T_{output} - sat(\sum_{j \in T_i} \alpha_{ij} \times x_j) \quad (22)$$

다음은 일반 뉴런일 경우에 함수 근사에 대한 정리이다.

(정리 3) 선형 문턱값을 가진 s 개의 일반 뉴런으로 구성된 어떤 feedforward 그리고 recurrent 뉴런 네트워크도 c개의 스파이크 뉴런으로 구성된 스파이크 뉴런 네트워크로 입력과 출력 스파이크의 시간 지연을 조절하여 임의의 근사도로 근사될 수 있다. 이 결과는 스파이크 뉴런 네트워크에 노이즈가 있는 경우에도 적용된다.

(정리 4) 어떤 임의의 연속 함수도 시간 지연에 의하여 입력과 출력이 코딩되는 스파이크 뉴런 네트워크로 근사될 수 있다.

2.5 뉴런의 정보 코딩

이 절에서는 뉴런의 스파이크에 정보를 코딩하는 방법에 대하여 논의한다. 일반적으로 뉴런의 스파이크 발화 빈도(spike firing rate)이 자극에 대한 정보를 나타내는(코딩하는) 중요한 요소인 것으로 이해되어 왔다. 물론, 스파이크 발화 빈도는 일시적인 것으로서 자극이 계속 유지가 되어도 시간이 지나면서 점차로 감소한다. 그러나 발화 빈도 이론으로 인하여 Hubel & Wiesel은 시각 피질에 있는 뉴런들이 에지 검출 기능을 한다는 것을 발견하기도 하였다. 발화 빈도 이론은 또한 뉴런들이 시간 적분기(temporal integrator) 기능을 한다는 것을 의미하기도 한다. 이 경우에 적분 구간을 작게 간주할 때에는 뉴런은 우연성 동시 검출(coincidence detection) 기능을 수행하게 된다. 그러나 최근에는 스파이크 발화 빈도에 변화가 없는 경우에는 스파이크 발생 형태가 정보를 코딩한다는 증거가 제시되고 있다. 그리고 스파이크 발화 빈도의 한계에 대한 실험적 근거도 제시되었다. 이러한 사항들은 뉴런 집단(populations of neurons)이 또 다른 코딩의 형태이거나 혹은 스파이크 발화 빈도 코딩 방식의 한계를 극복하는 방법이라는 것을 의미한다. 즉, 여러 실험을 통하여 개별 뉴런의 스파이크 발화 빈도가 아닌 뉴런 집단의 시간에 따른 활동이 자극을 코딩하는데 사용된다는 것을 발견하였다.

스파이크 발생의 동기화(synchronization)와 혹은 배경으로부터 오는 진동(oscillation)이 뉴런 집단의 스파이크 발생과 관련이 많다. 대뇌 피질에 있는 많은 종류의 뉴런들은 특정한 정신 활동이나 혹은 행동을 진행하는 일정한 기간 동안에 동시에 스파이크를 발생시키거나 혹은 깊은 상관관계 속에서(highly correlated) 스파이크를 발생시키는 경우가 많다는 것이 밝혀졌다. 어떤 경우에는 동기화는 진동과 함께 발생하는 경우도 있다. 그러나 동기화는 진동에 의존하지는 않는다. 어떤 경우에는 동기화는 스파이크 발화 빈도의 변화에 부가하여 존재하는 경우도 있고, 혹은 스파이크 발생의 변화에 관계없이 존재하는 경우도 있다. 외부 요인보다는 주로 내부의 요인으로 인하여 발생하는 뉴런 집단의 스파이크 발생의 동기성은 개별 뉴런의 스파이크 발화 빈도만을 기반으로 구성된 뉴런 모델에는 표현될 수가 없다. 동기성의 역할은 인지 그룹화(perceptual grouping), 음향 특징의 코딩, 그리고 내부 상태에 대한 신호이다.

시각적으로 인지된 객체의 여러 특징들은 두뇌의 여러 해당되는 부분에 분산되어 저장된다는 증거가 많이 나타나고 있다. 그리고 이러한 특징들은 해당 여러 뉴런 집단들이 동기화되어 동시에 위상차이 없이(zero phase shifting) 스파이크를 발생하여 밖으로 추출한다고 할 수 있다. 즉, 뉴런 집단의 동기화된 스파이크 발생은 중요한 특징을 찾아서 밖으로 출력하는 기능을 수행한다고 할 수 있다. 이러한 현상을 시간적 연결(temporal binding) 기능이라고 한다.

예를 들어서, 초당 0개부터 20개까지의 스파이크를 발생할 수 있는 뉴런의 경우에, 100ms 시간 간격으로 적분을 한다면 그리고 스파이크의 발생에 불확실성을 고려한다면, 이 뉴런은 대략 20가지 정도의 상태를 나타낼 수 있다. 반면에, 만약에 정보가 5ms 정밀도를 가지고 스파이크 사이의 간격(inter-spike interval) 방식으로 코딩된다면, 거의 2^{20} 정도의 가능한 상태를 나타낼 수 있다. 앞에서 사용한 100ms 라는 간격은 너무 큰 간격으로 볼 수 있다. 예를 들어, 파리가 외부의 자극에 대하여 비행 방향을 바꾸는 데에는 30ms 가 소요되고, 인간이 패턴 인식을 수행하는 데에는 150ms 가 소요된다. 물론 150ms 의 시간은 그 속에 많은 시냅스 전달 단계와 또한 많은 양의 신호 처리가 포함되므로, 뉴런이 정보를 샘플링하기 위하여 사용하는 적분 시간은 100ms 보다는 훨씬 적을 것이다. 즉, 스파이크 발화 빈도 코딩 방식은 매우 적은 양의 정보를 담고 있는 것이다.

평균적으로 일정하게 스파이크를 발생하는 대뇌 피질의 세포를 관찰한 결과, 스파이크 간격의 변이(interspike interval variability)는 무작위로(랜덤하게) 분포한다는 것을 파악하였다. 이와 같은 불규칙은 뉴런들이 우연성 동시 검출의 기능을 수행한다는 것을 의미하며, 변이는 노이즈라기보다는 신호의 일부라는 것을 파악하였다. 일반적으로 개별 뉴런에 대한 변이는 뉴런 집단을 고려함으로서 감소되어 뉴런들 간의 상관관계는 증가될 수 있다. 뉴런 집단이 자극에 대한 코딩 그리고 움직임을 위한 자극 출력의 정확도를 증가시키는 데에는 두 가지 방법이 있을 수 있다. 즉, 개별 뉴런은 자극에 대하여 조악한(coarse) 코딩을 하고 이것은 뉴런 집단전체의 코딩에 의하여 정교해진다(finer). 혹은 개별 뉴런은 독립적인 노이즈를 가지고 있고, 이 노이즈는 뉴런 집단 전체의 입력에 의하여 제거된다. 근래에 스파이크 출력에 대한 정보의 양과 노이즈의 양을 측정하는 실험이 있었다. 이 실험의 결과는 스파이크 간격의 변이는 주어지는 자극의 성격에 따라 다르다는 것이 판명되었다. 정적인 자극에 대한 뉴런의 반응은 자극과 자극 사이에서 변이가 매우 컸다. 스파이크 간격 변이의 분산은 스파이크 발화 빈도의 평균에 비례하였다. 이것은 변이는 Poisson 분포를 한다는 것이다. 최근의 여러 실험에서 뉴런은 일정하게 반복되는 랜덤 자극에 대하여서는 안정적인 결과를 내는 반면, 서로 다른 랜덤 자극에 대하여서는 매우 변이가 큰 스파이크를 출력하였다. 이러한 결과로부터 뉴런은 높은 정보양을 내는 자극을 코딩하고, 높은 스파이크 발화 빈도를 내는 자극을 코딩하지 않는다는 것이다. 즉, 뉴런의 스파이크 출력은 자극에 대한 정보양을 나타낸다는 것이다. 특히, 최근에 시냅스에 있어서 스파이크 발화 빈도 코딩 방식이 적용되지 않는다는 실험이 있었다.

2.6 뉴런 집단(population)의 스파이크 모델

뉴런 집단에 대한 스파이크 발화 빈도 평균 코딩을 논의하기로 한다. 일반적으로 다음 식을 사용한다.

$$\tau \frac{dA_i(t)}{dt} = -A_i(t) + g(\sum_j \int_0^{\infty} \varepsilon_{ij}(s) A_j(t-s) ds) \quad (23)$$

여기서, $A(t)$는 뉴런 집단의 활동을 의미한다. 그러나 이 식에서 사용하는 시간 상수 τ 는 ad hoc 한 것이다. 시간 상수는 천천히 변하는 자극에는 의미가 있다. 그러나 뉴런 집단은 갑자기 변하는 입력 자극에 대하여 거의 순간적으로 반응하는 경우가 많다. 또한 동질성의 네트워크는 진동하는 상태에서 모든 뉴런들이 동시에 스파이크를 발생시킨다. 이런 경우에는 뉴런 집단의 활동은 0에서 매우 높은 상태로 빠르게 변한다. 이런 현상은 위 식 (23)과 일치하지 않는다. 이 절에서는 다음의 조건들을 고려하여 뉴런 집단의 스파이크 발생에 대한 새로운 관계식을 유도한다.

(1) 어떻게 뉴런 집단은 입력 자극의 빠른 변화에 역시 빠르게 반응하는가?

(2) 뉴런 집단의 모든 뉴런들이 정확하게 동기화되어 동시에 스파이크를 출력할 수 있는 조건은 무엇인가?

뉴런의 모델은 다음 식으로 나타낸다.

$$u_i(t) = \eta(t - \hat{t_i}) + h(t) \quad (24)$$

여기서, $\hat{t_i}$ 는 가장 최근의 스파이크 출력 시간이고, $\eta(s)$는 스파이크 출력 후의 반응 불응기(refractoriness)에 의한 결과를 나타낸다. 그리고 다음 식은

$$h(t) = \sum_{j \in T_i} \sum_{t_j^{(f)} \in T_j} w_{ij} \epsilon(t - t_j^{(f)}) + J^{ext} \int_0^{\infty} \tilde{\epsilon} I^{ext}(t-s) ds \quad (25)$$

현재의 뉴런에 입력되는 이전시냅스 뉴런들의 스파이크 출력과 외부 입력을 나타낸다. 그리고 w_{ij} 는 다음과 같이 뉴런간의 세기를 나타낸다.

$$w_{ij} = \frac{J_0}{N}$$

그리고 $\epsilon(t)$ 함수는 다음과 같이 정의한다.

$$\epsilon(s) = \begin{cases} 0 & , \mathrm{for}\, s \le \Delta^{ax} \\ \frac{s - \Delta^{ax}}{\tau^2} exp(-\frac{s - \Delta^{ax}}{\tau}) & , \mathrm{for}\, s \ge \Delta^{ax} \end{cases} \quad (26)$$

여기서, Δ^{ax} 는 축색돌기의 시간 지연이고, τ 는 뉴런의 시간 상수이다. 외부 입력은 다음과 같이 정의한다.

$$\tilde{\epsilon}(s) = \frac{1}{\tau} exp(-\frac{s}{\tau}) H(s) \quad (27)$$

스파이크가 제자리로 돌아올 때(reset), 노이즈를 허용하면, 반응 블응기 커널은 다음과 같이 정의할 수 있다.

$$\eta(s) = \begin{cases} 0 & , \mathrm{for}\, s \le 0 \\ -\eta_0 \exp(r/\tau) \exp(-s/\tau) & , \mathrm{for}\, s > 0 \end{cases} \quad (28)$$

여기서, r은 평균이 0인 랜덤 변수로서, 매번 스파이크가 발생한 다음에 새로운 값이 Gaussian 분포 $G_\sigma(r)$로부터 추출된다. 여기서 σ는 분산으로서 $\sigma \ll \tau$ 이다.

상수 값 I_0 을 입력으로 받는 하나의 뉴런을 가정하자. 약간의 일시적인(transient) 상태가 지난 다음에, 이후시냅스 전위가

$h_0 = J^{ext} I_0$ 가 되었다고 하자. 이와 같은 전위를 입력으로 받으면, 뉴런은 일정한 주기 T_0를 가지고 규칙적으로 스파이크를 발생시킨다. 위 (25) 식과 스파이크 발생 조건, $u(t) = \theta$를 고려하여 뉴런의 스파이크 발생 주기를 계산하면

$$\eta(T_0) = \theta - h_0 \tag{29}$$

이므로

$$T_0 = \tau \ln \frac{\eta_0}{h_0 - \theta}, \quad \text{for } h_0 > \theta \tag{30}$$

이다. 그러면, 노이즈가 있는 경우에는 어떻게 하나? 노이즈가 있는 경우의 값 T_r은 다음과 같다.

$$T_r = T_0 + r \tag{31}$$

따라서, 노이즈 변수 r에 대한 Gaussian 분포 $G_\sigma(r)$은 T_0을 중심으로 한 스파이크 발생 주기의 간격에 대한 Gaussian 분포로 직접적으로 매핑된다.

이전 스파이크가 시간 $\hat{t}$ 에 발생하였을 경우에 다음 번 스파이크가 시간 t에 발생할 확률 밀도 $P_{h_0}(t|\hat{t})$ 를 계산하여 보자. 여기서 외부 입력 전위는 h_0 라고 하자. 그러면 식 (31)로부터 다음의 결과를 얻는다.

$$P_{h_0}(t|\hat{t}) = G_\sigma(t - \hat{t} - T_o) \tag{32}$$

여기서, T_0는 노이즈가 없는 경우의 주기이다. 그리고 특별히 노이즈가 없는 경우에는 $(\sigma = 0)$, 식 (32)의 오른쪽은 다음과 같이 Dirac 함수가 된다.

$$\lim_{\sigma \to 0} P_{h_0}(t|\hat{t}) = \delta(t - \hat{t} - T_0) \tag{33}$$

뉴런 집단의 스파이크 방정식은 우선 뉴런 집단이 출력하는 스파이크의 개수를 계산하는 것으로부터 시작한다. 짧은 시간 간격 Δt 동안에 발생하는 스파이크의 개수는 다음과 같다.

$$n_{act}(t) = \sum_{i=1}^{N} \sum_{t_i^{(f)} \in T_i} \int_{t-\Delta t}^{t} \delta(t' - t_i^{(f)}) dt' \tag{34}$$

그러면 뉴런 집단의 활동은 다음과 같이 계산할 수 있다.

$$A(t) = \lim_{N \to \infty} \lim_{\Delta t \to 0} \frac{1}{\Delta t} [\frac{n_{act}(t)}{N}] \tag{35}$$

이 식을 약간 다르게 표현하면 다음과 같이 할 수 있다.

$$A(t) dt = \lim_{N \to \infty} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} \delta(t - t_i^{(f)}) dt \tag{36}$$

뉴런 집단의 활동은 다음과 같이 적분 방정식으로 표현될 수 있다.

$$A(t) = \int_{-\infty}^{t} P_h(t|\hat{t}) A(\hat{t}) d\hat{t} \tag{37}$$

식 (25)는 다음과 같이 바꾸어 표현할 수 있다.

$$h(t) = J_0 \int_0^\infty \epsilon(s) A(t-s) ds + J^{ext} \int_0^\infty \hat{\epsilon}(s) I^{ext}(t-s) ds \tag{38}$$

마지막으로 뉴런 집단 활동의 정규화(normalization)를 생각해 보자. 우선 다음과 같이 생존율 확률을 정의하자.

$$S_h(t|\hat{t}) = 1 - \int_{\hat{t}}^{t} P_h(s|\hat{t}) ds \tag{39}$$

즉, 이 식은 상수 입력 h를 받고 있는 경우에 마지막으로 시간 $\hat{t}$ 에 스파이크를 발생하고, 시간 t까지 스파이크를 발생하지 않고 있을 확률을 나타낸다. 이제 시간 t에 있어서의 상태를 생각해 보자. 시간 t_0 와 시간 t 사이에서, 마지막 스파이크를 출력시킨 뉴런의 집단은 다음 식으로 나타낼 수 있다.

$$\int_{t_0}^{t} S_h(t|\hat{t}) A(\hat{t}) d\hat{t} \tag{40}$$

그리고 노이즈가 있는 경우에, 모든 뉴런들은 과거의 어느 순간에 스파이크를 발생시켰을 것이다. 따라서 다음의 식이 성립한다.

$$\int_{-\infty}^{t} S_h(t|\hat{t}) A(\hat{t}) d\hat{t} = 1 \tag{41}$$

노이즈가 없는 상태에서 뉴런 집단의 활동은 다음의 식으로 표현될 수 있다.

$$A(t) = k(t) A(t - T) \tag{42}$$

여기서

$$k(t) = [1 + \frac{dT}{d\hat{t}}]^{-1} = 1 + \frac{h'(t)}{\eta'(t)} \tag{43}$$

이다.

이제 잠김(locking) 현상에 대하여 논의하자. 일정한 입력이 들어가는 동일한 성질의 뉴런 네트워크를 고려하자. 그러면 이 네트워크는 모든 뉴런들이 동기화되어 주기적으로 스파이크를 출력하거나 아니면 혹은 완전히 최대로 비동기화되어 스파이크를 출력한다. 첫 번째 경우를 진동 상태라고 하고 이렇게 함께 동기화되어 스파이크를 출력하는 상태를 잠김 상태라고 한다. 잠김 상태를 나타내기 위하여 뉴런 집단의 활동을 다음과 같은 식으로 구성한다.

$$A(t) = \sum_{n=-m}^{0} \frac{1}{2\delta^n} H(t - nT + \delta^n) H(nT + \delta^n - t) \tag{44}$$

즉, 직사각형(square) 펄스를 사용하여 뉴런 집단의 활동을 나타내고, 이 직사각형 펄스의 극한값을 구하여 잠김 상태와 같은 진동을 나타내고 잠김 상태의 존재 조건을 계산한다. 출력 전위 $h(t)$를 구하기 위하여, 이 식을 식 (25)에 대입한다. 그러면 $\delta^n << T$ 에서, 다음의 식이 성립한다.

$$h(t) = \sum_{n=0}^{n_{\max}} J_0 \epsilon(t + nT) + O[(\delta^n)^2] \tag{45}$$

이 식을 미분하면 다음의 식을 구한다.

$$h'(t) = J_0 \sum_{n=0}^{m_{\max}} \epsilon'(t + nT) \tag{46}$$

여기서, 시간이 지남에 따라 직사각형 펄스의 진폭이 증가하는지 아니면 감소하는지 알아야 한다. 그래야 집단 뉴런들의 지속적인 잠김 현상을 관찰할 수가 있기 때문이다. 위 식 (42)와 (43)으로부터 $k > 1$인 경우에는 진폭이 증가하고 $k < 1$인 경우에는 감소하는 것을 알 수 있다. 식 (42)와 (43)으로부터 잠김 현상의 조건은 다음과 같다.

$$h'(t) = J_0 \sum_{n=1}^{m_{\max+1}} \epsilon'(nT) > 0 \quad \text{->} \ A(T) > A(0) \tag{47}$$

그리고 이것이 핵심 잠김 정리이다. 진폭이 증가하면 펄스 폭의 감소를 일으킬 수 있다.

이제, 갑자기 발생하는 입력에 대한 분석을 논의하자. 즉, 입력의 변화를 다음과 같이 한다.

$$I(t) = \begin{cases} I_o & , \text{for } t \le t_0 \\ I_0 + \Delta I, & \text{for } t > t_0 \end{cases} \tag{48}$$

그리고 $t > t_0$ 인 경우에, 입력은 ΔI에 의하여 다음과 같이 변한다.

$$h(t) = \begin{cases} h_0 & , \text{for } t \le t_0 \\ h_0 + J^{ext} \Delta I \int_0^{t - t_0} \hat{\epsilon}(s) ds & , \text{for } t > t_0 \end{cases} \tag{49}$$

노이즈가 없는 경우에는, 집단 뉴런의 순간적인 활동은 다음과 같이 표현될 수 있다.

$$A(t) = A_0 + \Delta A \frac{1}{\tau} exp(-\frac{t - t_0}{\tau}) H(t - t_0) \tag{50}$$

여기서, $t_0 < t < t_0 + T_0$ 이다. 그리고 뉴런 집단의 진폭들 간에는 다음의 식이 성립한다.

$$A(t_{k+1}) = A(t_k)[1 + \frac{h'(t_{k+1})}{\eta'(T_0)}] \tag{51}$$

3. 결 론

본 논문에서는 스파이크 뉴런의 코딩, 스파이크 출력 모델 함수 , 스파이크 뉴런의 기능과 정보 코딩 방법, 그리고 뉴런 집단의 스파이크 출력 활동에 대하여 논의하였다. 앞으로의 연구로는 뉴런의 스파이크 출력을 예상할 수 있는 좀 더 정밀한 연구가 있어야 할 것이다.

참고 문헌

[1] Chris Eliasmith, Charles H. Anderson, Neural Engineering, The MIT Press, 2003.
[2] Satish Kumar, Neural Networks, McGraw-Hill, 2005.
[3] Wolfgang Maass, Christopher Bishop(editor), Pulsed Neural Networks, The MIT Press, 1999.
[4] Wulfram Gerstner, Werner Kistler, Spiking Neuron Models, Cambridge University Press, 2002.