興奮性媒質のパルス列伝送特性に関する研究

堀川　洋

1

興奮性媒質のパルス列伝送特性
に関する研究

堀川　洋

１９９４年 1月

目次

第１章　はじめに

１．１　興奮性媒質

１．１．１　興奮性媒質とは

自然界には、物質の燃焼過程における反応面の移動、化学反応系の振動パターン、神経細胞や心筋細胞の興奮、動物の表皮のしま模様やまだら模様、生態系における生物の個体群密度の遷移など、多様な時間・空間パターンが見られる。これらのパターンは、結晶パターンなどの熱力学的な平衡状態におけるものではなく、物質とエネルギーの出入りのある非平衡系（散逸系）において生成されるものである。また、物理的な理想系における線形の振動・波動現象とは異なり、本質的に非線形な相互作用に基づいている。このような非線形非平衡系におけるパターンの生成は、Ｈａｋｅｎらによるシナジェティクスの理論[illegible]、また、Ｐｒｉｇｏｇｉｎｅ[123]らによる散逸構造の理論などによって、統一的な理解に向けての研究が進められている。

これらのパターンのダイナミクスは、多くの場合、次式のような反応拡散系によって記述される。

$$\partial u(x,t)/\partial t = D\nabla^2 u(x,t) + f(u(x,t)) \qquad (1.1)$$

ここで、$u(x,t)$は対象となる媒質の状態を表す変数であり、$f(u)$は非線形関数、Ｄは拡散係数行列である。反応拡散系は、各点において何らかの非線形な反応性を有し、その影響が拡散により空間的に伝搬するような性質を持つ媒質を表している。

このような反応拡散系からは、その非線形項と拡散項の形によって、時間不変な空間パターン、逆に空間的に一様な時間的振動パターン、更には、時間・空間的な振動パターンなどのパターンが生成される。特に、媒質が単安定興奮系となっている場合には、安定な定常状態から何らかの刺激による一過性の興奮、そしてそれに続く速やかな静止状態への回復というパルス状のパターンが発生する。そして、空間的に広がった媒質においては、ある一点において発生した局所的な興奮パルスが拡散により媒質上を次々と伝搬していく現象が見られる。例えば、１次元の媒質においては、パルス更にはパルス列が媒質上を一方向に伝搬して行くことになる。

このような単安定興奮系としての性質を持つような反応拡散系は、「興奮性媒質」と呼ばれる。興奮性媒質におけるパルスの発生と伝搬の定性的な性質は、次式のような２変数系を考えることにより理解される[58][76][117][145]。

$$\partial v/\partial t = \nabla^2 v + f(v,w)$$

$$\partial w/\partial t = D_w\nabla^2 w + \varepsilon g(v,w) \qquad (D_w \ll 1,\ \varepsilon \ll 1) \qquad (1.2)$$

ここで、$f(v,w)=0$，$g(v,w)=0$の２つの曲線は、位相平面において、図１.１のような形と位置関係を持つ。$f(v,w)=0$はＳ字状の形を持ち、$g(v,w)=0$と極小点の左側の枝で交差する。そして、ｗの拡散係数および反応速度は、ｖのものよりも小さく（$D_w \ll 1$，$\varepsilon \ll 1$）、ｗはｖに比べてゆっくりと変化する。

このとき、$f(v,w)=0$と$g(v,w)=0$の交点は、系の安定な平衡点（静止状態）となっており、微小な刺激に対して系は静止状態に留まる。しかし、ある閾値以上の刺激が加わると、系は平衡点から離れ、図中の点線で示したような大回りの軌跡を描き、再び平衡点に戻って来る。すなわち、

(A)平衡点から$f(v,w)=0$の反対側の枝への遷移
(B)枝上を上方へ移動
(C)再び平衡点側の枝への遷移
(D)平衡点への緩和

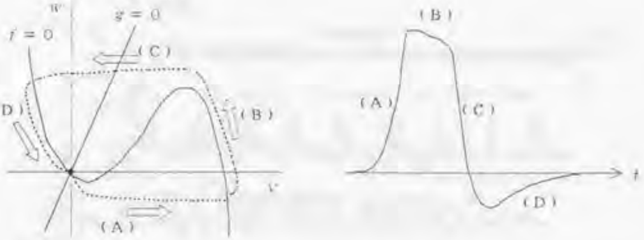


図1.1　興奮性媒質（2変数系）におけるパルス
Fig. 1.1. Spike in excitable media

という経路をたどり、ｖについてパルス状のものとなる。枝から枝への遷移という速い過程を支配する変数（ｖ）は興奮変数と呼ばれ、枝上での移動という遅い過程を支配する変数（ｗ）は回復変数と呼ばれる。

パルスが発生した後、媒質が静止状態に戻るまでの緩和過程(Ｄ)においては、一般に媒質の興奮性が低下しており、その状態において再びパルスを発生させるにはより大きな刺激を必要とする。このパルス後の期間は媒質の不応期と呼ばれ、興奮性媒質に特徴的なものである。

このようなパルスの軌跡は、与える刺激の大きさにはほとんどよらない。すなわち興奮性媒質におけるパルスは、それぞれの系に固有の波形を有している。そして、媒質上の１点で発生したパルスは、式（１．２）の拡散項を通して近傍への刺激となり、次々と同様な興奮を引き起こしていく。このような機構により、固有の波形を持ったパルスがその形を保ったまま媒質上を伝搬することになる。

また、不応期特性によってパルス通過後は興奮性が低下するため、あまり短い間隔で興奮を繰り返すことはできず、２個のパルスが引き続いて伝搬するためには先頭のパルス通過後に一定の回復期間が必要となる。この期間を絶対不応期といい、それよりも小さな間隔ではパルス列は伝搬できない。更に、それに続く期間では、パルスの伝搬速度が先頭のものより小さくなる。この期間を相対不応期と言う。（なお、平衡点よりもｖの値が大きくｗの値が小さいような状態においては、媒質の興奮性は逆に静止状態よりも大きくなる。そのため、平衡点が渦状点となっている場合には、位相平面上での軌道:(ｖ(ｔ),ｗ(ｔ))は平衡点を回りながら静止状態に漸近するため、膜の回復過程には興奮性の低下した期間（不応期）と増加した期間（過常期）が繰り返し現れることになる。）

１．１．２　神経線維のモデル

このような興奮性媒質の典型的な例は、神経線維（軸索）である（図１．２）。神経細胞体側で発生した１００mV程度の振幅を有する電気的パルス（活動電位）は、神経線維上を固有の波形を保ったまま減衰することなく伝搬し、末端部へ到達する。このような神経線維の興奮性媒質としてのパルス伝送機能によって、生体内において、例えばヒトの場合数十cmもの距離にわたる電気的信号の伝送が可能となっている。

このような神経線維におけるパルスの発生と伝搬の機構は、ＨｏｄｇｋｉｎとＨｕｘｌｅｙらによるヤリイカの巨大軸索を用いた実験により、現象論的にはほぼ完全にモデル化された [1]。細胞内の電位変化は、細胞内外に存在する各種のイオンが細胞膜を通過して移動することによるイオン電流に

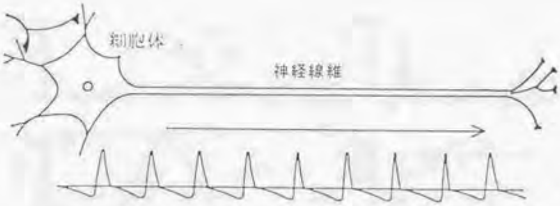


図1．2　神経細胞と神経線維上を伝搬するパルス列
Fig. 1.2. Nerve cell and a spike train propagated on a nerve fiber.

よって生じる。膜の透過性（コンダクタンス）はイオンの種類により異なるが、ヤリイカの軸索の場合ナトリウムとカリウムの２種類のイオンに対するコンダクタンスが大きく、しかもそれらは細胞内外の電位差に依存して変化する。

　更に、細胞膜は円筒状であるがその均質性を仮定すれば、神経線維は１次元の媒質と見なすことができる。そして、細胞内のイオンの拡散により線維方向の拡散電流が生じる。このようなイオン電流と拡散電流とにより、細胞内電位:Ｖは、ナトリウムイオンのコンダクタンスを定める変数:ｍ，ｈ、およびカリウムイオンのコンダクタンスを定める変数:ｎの、計４個の変数についての次のような反応拡散方程式系に従う（Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル）[53][66]。

$$C\partial V/\partial t = a/(2R)\partial^2 V/\partial x^2 - \overline{g}_{Na} m^3 h(V - V_{Na}) - \overline{g}_K n^4 (V - V_K) - g_L (V - V_L)$$

$$\partial m/\partial t = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m$$

$$\partial h/\partial t = \alpha_h (1 - h) - \beta_h h$$

$$\partial n/\partial t = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n$$

x:軸索方向の位置座標　　C:膜の容量　　a:軸索の半径　　R:細胞内の比抵抗
$\overline{g}_{Na}$:最大ナトリウムコンダクタンス　　V_{Na}＝ナトリウムの平衡電位
$\overline{g}_K$＝最大カリウムコンダクタンス　　V_K＝カリウムの平衡電位
g_L＝リークコンダクタンス　　V_L＝リークイオンの平衡電位

$$\alpha_m = 0.1(25 - V)/\{\exp((25 - V)/10) - 1\}$$
$$\beta_m = 4\exp(-V/18)$$
$$\alpha_h = 0.07\exp(-V/20)$$
$$\beta_h = 1/\{\exp((30 - V)/10) + 1\}$$
$$\alpha_n = 0.01(10 - V)/\{\exp((10 - V)/10) - 1\}$$
$$\beta_n = 0.125\exp(-V/80) \qquad (1.3)$$

ここで、ｍ，ｈ，ｎは簡単な１次反応に従うがその反応定数が電位（Ｖ）の非線形関数となっていること、すなわち膜のコンダクタンスの電位依存性が、興奮性媒質としての性質を生み出している。図１．３に、実験により測定された伝搬パルスの時間波形とＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルの数値計算により得られたものとを示す。

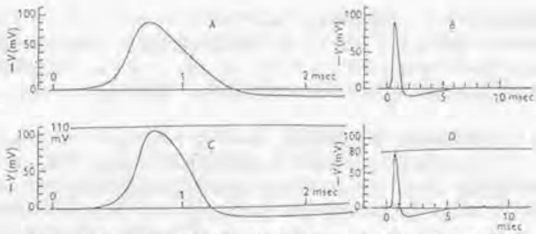


Fig. 15. *A*, solution of eqn. (31) calculated for *K* of 10·47 msec^{-1} and temperature of 18·5° C. *B*, same solution plotted on slower time scale. *C*, tracing of propagated action potential on same vertical and horizontal scales as *A*. Temperature 18·5° C. *D*, tracing of propagated action potential from another axon on approximately the same vertical and horizontal scales as *B*. Temperature 19·2° C. This axon had been used for several hours; its spike was initially 100 mV.

図1.3　Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルとヤリイカの軸索の伝搬パルス（文献(33)より引用）
Fig. 1.3. Propagated spikes in the Hodgkin-Huxley model and in the squid giant axon.

なお、その後の研究により、イオンはイオンチャンネルと呼ばれる膜に存在する小孔を通じて移動し，膜コンダクタンスの変化は多数のイオンチャンネルの電位依存性の確率的な開閉動作によってもたらされることが確立された。現在では各種のイオンチャンネルの形状や分子構造などもほぼ明らかにされているが，その動作機構についてはまだ不明な点も多い[31][64]。

一般の神経線維においても、細胞内の活動電位の発生と伝搬は、ヤリイカの軸索と同様にイオンチャンネルの開閉機構とそれに伴う膜コンダクタンスの変化によって引き起こされる。但し、カルシウムチャンネルなどのＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルには無いイオンチャンネルも存在し、また、各チャンネルの性質はそれぞれの神経線維によって多種多様であることが知られている。神経線維上のパルスの伝搬の一般的な記述は、次のようなＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙ型のイオン電流モデルの形で与えられる。

$$C\,\partial V/\partial t=\alpha\,\partial^2 V/\partial x^2-\sum_k I_k(V,t) \qquad (1.4)$$

ここで、$I_k(V,t)$はそれぞれの種類のイオンチャンネルを通って流れる電流を表す。

また、心臓の拍動も、神経線維と同様に細胞膜のイオンチャンネルの働きによる細胞内の電位変化（活動電位の発生）によって生じるものである。そのため、これらの現象も式（１.４）と同様なイオン電流モデルによってすることができる。心筋の場合には、そのイオンチャンネルの性質はあまり明らかにされていないが、固有心筋に対してのＢｅｅｌｅｒ－Ｒｅｕｔｅｒモデルや、プルキンエ線維に対してのＮｏｂｌｅモデルなどが良く知られている[135]。

このような神経線維上のパルス伝搬の性質とそのモデルを扱っている単行書としては、文献[82][31][96][98][114][124][127][129][148]などがある。

ところで、４変数の非線形方程式であるＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルは数学的解析が困難であることから、それを簡単化したものとして、次のようなＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルが導かれた[20][62]。（空間固定のものは、Ｂｏｎｈｏｅｆｆｅｒ－ｖａｎ ｄｅｒ Ｐｏｌ（BVP）モデルと呼ばれる。）

$$\partial v/\partial t=\partial^2 v/\partial x^2+f(v)-w$$

$$\partial w/\partial t=\varepsilon(v-\gamma w)$$

$$f(v)=-v(v-a)(v-1) \qquad (\varepsilon\ll 1,\ 0<a<1) \qquad (1.5)$$

これは、Ｈｏｄｇｋｉｎ－ＨｕｘｌｅｙモデルのVとmとを興奮変数、nとhとを回復変数としてまとめることにより導かれたもので、上記の２変数系（式（１.２））としての一つの具体的な形を与えている（但し、空間１次元、$D_v=0$）。そして、このＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルをもとにした解析により、孤立パルス解や周期パルス解の存在と安定性が数学的にも証明されている[52][84][118]。

また、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルは、３次特性を持つ非線形関数（$f(v)$）にトンネルダイオードを用いて、図１.４のような電子回路により構成することができる[59]。そして、回路実験により神経パルスと同様な信号伝送特性を持つことが確かめられている。電気信号の伝送において、一定波形を保った減衰を伴わない信号の伝送は受動的な伝送線路には見られない現象であることから、１次元の興奮性媒質は能動線路とも呼ばれている。

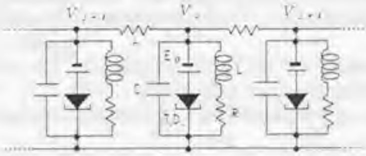


図１.４　ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルの等価回路
Fig. 1.4. Analog circuit for the FitzHugh-Nagumo model.

１．１．３　その他の例

このように、興奮性媒質の研究は主として神経線維を対象にして進められてきたが、興奮性媒質に特有なパルスの伝搬パターンは、反応拡散系として記述されるような現象において幅広く観測される。

まず、化学反応系においては、Ｂｅｌｏｕｓｏｖ－Ｚｈａｂｏｔｉｎｓｋｉｉ反応（ＢＺ反応）が良く知られている[53][103]。これは、酸性溶液中の臭素酸塩によるマロン酸の酸化還元反応であり、鉄イオンなどを可視化物質として混入することによってその様々な時間・空間的な振動パターンを見ることができる典型的な反応拡散系である。また、系を単安定状態とすると、ペトリ皿などに入れた一様な溶液内において同心円状あるいはらせん状の２次元の興奮性伝搬パターンが生成される。

このようなＢＺ反応に対しては、３種の主要物質の濃度変化に基づく次のようなＦｉｅｌｄ－Ｎｏｙｅｓモデルが提案されている。

$$\partial X/\partial t = D_X \nabla^2 X + k_1 AY - k_2 XY + k_{34} BX - 2k_5 X$$

$$\partial Y/\partial t = D_Y \nabla^2 Y - k_1 AY - k_2 XY + f k_6 Z$$

$$\partial Z/\partial t = D_Z \nabla^2 Z + k_{34} BX - k_6 Z \qquad (1.6)$$

ここで、各変数は、$X=[HBrO_2]$、$Y=[Br^-]$、$Z=[2Ce^{4+}]$に対応し、D_X、D_Y、D_Zはそれぞれの拡散係数、また、k_1，k_2，k_{34}，k_5，k_6，fは反応定数である。このモデルを用いた１次元のリング状の媒質に対する数値シミュレーションにより、パルスが周回する現象も得られている[56]。

また、神経線維のモデルとしても研究されている電気化学的現象として、鉄－硝酸モデル（Ｌｉｌｌｉｅモデル）がある[55][146]。これは、まず、鉄線を濃硝酸溶液中に浸すことにより、その表面を酸化被膜で覆わせて不動態化させておく。そして、その一部を亜鉛棒で突くなどして刺激すると、その部分の酸化被膜が壊れ、それが鉄線上を移動していく。壊れた部分は再び酸化被膜で覆われて再不動態化するため、反復刺激を行うことによって移動現象を何度も繰り返すことができるというものである。この現象も、鉄線の電位、被膜の被覆率および亜硝酸の濃度を変数とする反応拡散方程式系によって記述される。

一方、半導体内部において興奮性媒質としての性質を示すような物理的現象が見られる。半導体薄膜にマイクロ波を照射したとき、適当な条件の下でキャリア密度:nと温度:Tの変化は次のような２変数系によって記述される[124]。

$$\partial n / \partial t = D_n \nabla^2 n - n / \tau(T) + \beta \kappa I$$

$$c \rho \partial T / \partial t = D_T \nabla^2 T + e \mu(T) n - \delta / d (T - T_0) \qquad (1.7)$$

ここで、$\tau(T)$と$\mu(T)$は温度の非線形関数であり、それ以外は定数である（説明は省略）。この系において、キャリア密度のパルス状の伝搬パターンが生成されることが示されている。

物質の燃焼過程における燃焼面の移動も、物質の密度と温度とを変数とする反応拡散系として扱うことができる。但し、燃焼過程においては回復変数に相当するものが普通は存在しないため、フロント型の燃焼面を形成することになる。

更に、生物に関連する現象として、ある種の細胞性粘菌（タマホコリカビ）の凝集体の培養基上において、サイクリックＡＭＰ（ｃ－ＡＭＰ）の円筒状あるいは螺旋状の伝搬パターンが観測されるている[52]。このとき、細胞外のｃ－ＡＭＰの濃度:x_1の変化は次式のように表される[91]。

$$\begin{aligned} \partial x_1 / \partial t = D \nabla^2 x_1 + R_s \rho / (1-\rho) [R_4 f_2(x_2) - V_{02} x_1^2 / (1 + x_1^2) \\ + H R_5 (R_8 x_2 - x_1) - V_{0E} x_1 / (R_9 + x_1)] \end{aligned} \qquad (1.8)$$

ここで、x_2は細胞内のｃ－ＡＭＰ濃度を表し、$f_2(x_2)$は非線形関数、他は定数である。詳細は省略するが、この系は全体として細胞内外のカルシウム濃度など計５個の変数からなる反応拡散系を成している。

また、卵細胞表面の受精時の収縮波、大脳皮質や網膜における電位変動なども興奮性パルスパターンを生成することが知られている。そして、生態系における伝染病の蔓延と回復は、病原体を興奮変数、免疫力を回復変数とする２変数系によって記述される[93]。

更に、最も大きなスケールの現象としては、銀河系の渦状枝の形成と回転運動があり、分子雲の濃度を興奮変数、温度を回復変数としてモデル化が行われている。

興奮性媒質の性質についての反応拡散系モデルによる解説としては、単行書[85][123][134]などがある。また、最近の研究に関しては、論文集[16][36][126]などがある。

１．２　伝搬に伴うパルス間隔の変化

１．２．１　パルスの伝搬軌跡

１．１．１で述べたように、興奮性媒質においてはパルスの波形は個々のパルスによらずに媒質に固有の同一のものであり、伝搬によって生じるパルス列の変化は、各パルスの空間・時間的位置のみである。そのため、興奮性媒質上のパルス列の伝搬は、図１．５のような(x, t)平面における伝搬軌跡により見ることができる。横軸:xは興奮性媒質上の位置、縦軸:tは時間を表す。そして、$t_j(x)$がｊ番目のパルスのxにおける通過時刻を表している。ある一定の長さの媒質を考えた場合、パルス列は、媒質上の一端（$x = 0$）において適当な刺激を与えることによって生成され、他端（$x = X$）へ向かって伝搬していく。媒質が正常な状態にある場合には、媒質上でパルスが刺激なしに自然に発生したり消滅したりすることはない。それに加えて、パルス同士の衝突や追越しといった現象が起こることもない。これらは、興奮性媒質におけるパルスに特徴的な性質であり、分散性媒質における孤立波（ソリトン）とは異なる点である。そのため、パルス列の伝搬軌跡（$t_j(x)$）が途切れたり交差したりすることはなく、伝搬前後の各パルス（$\{t_j(0)\}$と$\{t_j(X)\}$）はその順序を含めて１対１に対応する。

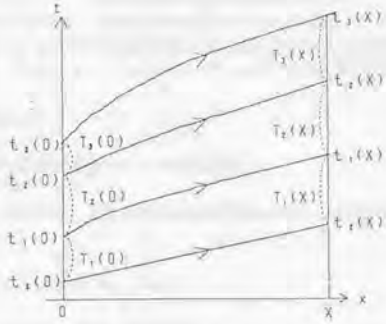


図1.5　興奮性媒質上のパルス列の伝搬軌跡（模式図）
Fig. 1.5. Schematic trajectory $t_i(x)$ of a spike train propagating on an excitable medium.

図1.5において、もし、各パルスが同一の速度：θで伝搬するならば、各伝搬軌跡は等しい傾き：$dt_i(x)/dx=1/\theta$を持つ平行な直線群となる。そして、伝搬前後には等しい時間的な遅れ（X/θ）が生じるだけであり、興奮性媒質は単なるパルスの遅延線と見なされる。しかしながら、実際には、相対不応期の存在などによって各パルスの速度は伝搬中に変化する。すなわち、パルスの間隔系列：$T_i(x)=t_i(x)-t_{i-1}(x)$は、伝搬につれて変化し、伝搬前の間隔系列：$T_i(0)$と伝搬後の間隔系列：$T_i(X)$は異なったものとなるのである。

なお、パルスの伝搬に伴う変化としては、このようなパルス間隔の変化に比して短い距離を伝搬する間に完了する、閾値よりも小さなパルスの消滅や波形整形作用によるパルス波形の変化なども挙げられる。本研究ではそれらについては扱わない。すなわち、本研究では、刺激点近傍におけるパルスの消滅や波形の変化が終了した以降のパルス列を対象とする。その理由は、それらの現象は、パルスの伝搬に関する問題というよりも、パルスの発生機序（刺激に対するパルスの発生過程）に関する問題として扱うべきものであるからである。しかしながら、パルス発生過程はそれ自体重要な問題であり、また、本研究で対象とするパルス間隔の変化の記述との間に興味深い対応も見られる。それらについては、付１．１に簡単にまとめた。

１．２．２　相対不応期とｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式

それでは、伝搬中に生じるパルス間隔系列の変化はどのような形で記述できるであろうか。まず、興奮性媒質に普遍的な性質として、

(I)パルスの伝搬速度はパルスの立ち上がり時点の媒質の状態のみにより定まる。

と近似することができる。例えば、図1.1においては、パルスが発生し得る範囲内において、vが小さくwが大きいほどパルスの伝搬速度は低下する（相対不応期）。

そして、特に、式（1.2）で与えられるような2変数系においては、

(II)パルス通過後の媒質の回復過程は、個々のパルスによらずほぼ同一である。

と見なすことができる。すなわち、パルス発生後の相対不応期は常に等しい。なお、この近似は、式（１．２）のような２変数系に限らず、状態を表す変数がその時定数の大きさによって、速く変化する変数（興奮変数）と遅く変化する変数（回復変数）の２通りに分けられる場合において一般的に適用することができる。例えば、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルは４個の変数を持つがこの近似が良く成り立っている。

この２つの性質(Ⅰ)(Ⅱ)により、

先行パルスとの間隔→(Ⅱ)→媒質の状態→(Ⅰ)→伝搬速度

という関係が定まる。それを用いて、パルス列の伝搬は次式のように近似的に記述される[18][58][117][119]。

$$dt_j(x)/dx = 1/\theta(t_j(x) - t_{j-1}(x))$$

$t_j(x)$: ｊ番目のパルスのｘにおける通過時刻
x: 神経線維上の位置座標（$0 \leqq x \leqq X$）　　（１．９）

これは、個々のパルスの伝搬速度（$dt_j(x)/dx$の逆数）が１つ前の先行パルスとの間隔（$t_j(x) - t_{j-1}(x)$）に依存して異なること、あるいは逆に言えば、伝搬速度は先行パルス間隔のみによって定まることを表している。

ここで、右辺の関数: $\theta = \theta(T)$は伝搬速度と先行パルス間隔の関係を表すので、近似(Ⅰ)(Ⅱ)および式（１．９）によれば、周期パルス列すなわち各パルスが等間隔に並んだパルス列においては各パルスの伝搬速度は等しく、パルス列はその間隔に固有の速度で伝搬することが分かる。そのため、$\theta(T)$は、周期パルス列の伝搬速度としてモデル（反応拡散方程式系）の数値計算により得ることができる[58][119]。図１．６は、神経線維のモデルであるＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおけるパルス速度（θ）とパルス間隔（Ｔ）の関係である。媒質の不応期特性により、間隔が小さくなるにつれてパルス列の伝搬速度は低下する（相対不応期）。そして、更に間隔が小さくなると、絶対不応期により周期パルス列は伝搬できなくなる。すなわちモデルの周期解は存在しなくなる。相対不応期は平衡点への緩和過程であるため、媒質の状態は指数関数的に回復する。そのため、パルス速度も指数関数的に孤立パルスの伝搬速度（$\theta(\infty)$）に漸近する。（一方、媒質の回復過程において不応期と過常期を繰り返す場合には、パルス速度も減衰振動的に$\theta(T)$に漸近する形になる[15][53][129]。）

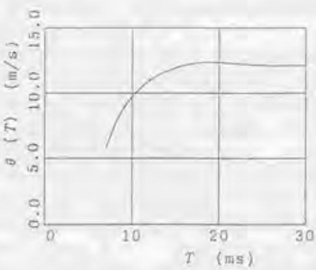


図１．６　Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおける周期パルス列の分散関係（温度：６．３℃）
Fig. 1.6. Dispersion relation for a periodic spike train in the Hodgkin-Huxley model.
Propagation speed θ vs. interspike interval T.

周期パルス列においては、単位時間当りのパルス数（間隔の逆数：$1/T$）をパルス周波数と見なす。そのため、このようなパルス伝搬速度とパルス間隔の関係：$\theta=\theta(T)$は、物理的な波動の伝搬に見られる分散現象との類似により、「分散関係」と呼ばれている。（但し、ここでの分散関係はパルス列の周波数に対する巨視的なものであり、物理的な波動現象における正弦波の波長と位相速度との間の関係を意味する分散関係とは全く異なるものである。特に、同様なパルス状の波であるソリトンについて、「非線形分散関係によってその形が崩れない」という言い方をするため、同じ分散関係という言葉を用いることはやや紛らわしく、注意が必要である。）

式（1．9）は、このような周期パルス列における分散関係を先行パルス間隔と速度との関係に用いて、個々のパルスの伝搬を記述するものであり、「ｋｉｎｅｍａｔｉｃ（キネマティック）方程式」と呼ばれている。この名前は、もとの反応拡散方程式系のダイナミックスを直接用いることなく、現象としての分散関係のみに基づいた記述であることによる。なお、もとの反応拡散方程式系からｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を導く方法については、付１．２に示す。

伝搬前のパルス列：$t_i(0)$が与えられた場合、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式の数値計算により、パルスの伝搬軌跡：$t_i(x)$を得ることができる。すなわち、パルス列の伝搬は、もとの偏微分方程式の解に関する問題から$t_i(x)$に対する１階微分方程式系の問題へと簡単化されたことになる。ちなみに、この状況は、空間固定の媒質のパルス発生問題における周期パルス刺激に対する応答特性（常微分方程式の解に関する問題となる）が、１次元写像によって近似されることと似ている[52][16]～[55]（付１．１）。

偏微分方程式モデルの厳密な数学的解析によれば、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ近似からのずれが存在する場合が導かれている。それは、複数有限個のパルスが無限の長さをもつ媒質（$-\infty<x<\infty$）を一定速度で定常に伝搬しているときのものであり、その場合のパルス速度は単一パルスの伝搬速度よりも大きくなる[18][19][20]。（ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式によれば、複数有限個のパルスにおいて、その先頭パルスの速度は単一パルスの伝搬速度に等しいため、定常状態における伝搬速度は単一パルスのものと同じになる。）しかしながら、その差異は極めて僅かであり、一般には計算機シミュレーションにおける誤差よりも小さいものである。また、複数個のパルスが伝搬している場合に先頭パルスの速度が単一パルスのものと異なるということは、後方のパルスの影響が存在していることを意味している。しかしながら、図１．５のように、同時には媒質上に１、２個のパルスしか存在しないような短い長さの媒質の場合には、先頭パルスの伝搬中には３個目以降のパルスはまだ発生しておらず、それらが先頭パルスの速度に影響を与えることはない。すなわち、有限区間における過渡的な伝搬（もとの偏微分方程式においては初期境界値問題となる）は、無限区間における定常的な伝搬（進行波解）とは本質的に異なる問題である。

ここで、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式によれば、伝搬につれて各パルスの間隔がどのように変化するかは定性的には明らかである。例えば、２個のパルスが伝搬する場合、先頭パルスは一定速度（$\theta(\infty)$：孤立パルスの伝搬速度）で伝搬するが、２個目のパルスの伝搬速度はそれよりも遅いため、パルス間隔は伝搬につれて広がって行くことになる。

更に、ランダムパルス列、すなわちパルス間隔がランダムであるパルス列を考えると、先行パルスとの間隔の小さなパルスは速度が遅いためそのパルス間隔は伝搬につれて広がる。逆に、先行パルス間隔の大きなパルスは速く伝搬するため、その間隔は狭まる。その結果、パルス列中の小さな間隔は広がり、逆に大きな間隔は狭まることになる。つまり、この場合、パルス間隔系列は伝搬につれて平滑化され、周期パルス列へと変化していくことが分かる。

興奮性媒質の基本的な特性は、このような２変数系（式（１．２））の持つ相対不応期特性であり、パルスの伝搬は分散関係とｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（１．９））により近似される。分散関係は、１次元系に限らず、例えば、２次元系におけるらせん波の伝搬パターンの解析などにも広く用いられている[148][154]。

ところで、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式の解釈として、媒質上の隣合ったパルスの間には相対不応期を通して相互作用が働いていると見なすことができる。一方、分散性媒質上の孤立波（ソリトン）においても類似の相互作用が見られることが知られている[55][56][57]。両者の相互作用の性質の違いは、分散型の波動方程式と散逸型の拡散方程式との対応とも関連して興味深いものである。そのため、両者の比較を付１．３に示す。

1．2．3　順応型変数と雑音

このように、式（1.2）のような2変数系で記述される媒質においては、パルス列の伝搬は性質(I)(II)とそれから導かれたｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（1.9））により良く近似される。そこでは、媒質の持つ相対不応期特性がパルスの伝搬速度に影響を与えるものである。それに対して、より一般的な興奮性媒質においては、パルスの伝搬に影響を及ぼす因子は相対不応期特性の他にも存在する。そのような因子として、順応型変数と雑音とが考えられる。

まず、順応型変数とは、２変数系における回復変数（w）よりも小さな時定数を有する変数を意味する[28]。そのようなゆっくりした時間変化をする変数が存在する場合には、次のような3変数系に拡張して考える必要がある。

$$\partial v / \partial t = \nabla^2 v + f(v, w, z)$$

$$\partial w / \partial t = \varepsilon g(v, w, z)$$

$$\partial z / \partial t = \delta h(v, w, z) \qquad (\delta \ll \varepsilon \ll 1) \qquad (1.10)$$

このとき、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を導いた性質(II)は成り立たなくなる。すなわち、パルス後の媒質の回復過程には順応型変数：zの緩和過程により長期的な変化が伴う。そして、順応型変数の影響はパルス毎に重畳される形となり、媒質の状態に蓄積的な変化をもたらす。そのため、パルス後の回復過程は、１つ前のパルスだけではなく、先行する数多くのパルスの影響によって異なるものとなることが考えられる。

次に、現実の系においては、媒質内外の雑音によって媒質の状態には常に揺らぎが存在している[35][142]。そのような雑音の影響を考慮する場合には、次のような雑音項：$n(x, t)$を持つ反応拡散系を対象とすることになる。

$$\partial u(x, t) / \partial t = D \nabla^2 u(x, t) + f(u(x, t)) + n(x, t) \qquad (1.11)$$

雑音による媒質の状態の揺らぎは、やはりｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を導いた性質(II)を破綻させる。すなわち、個々のパルス後の回復過程には雑音による揺らぎが加わることになり、それによりパルス速度は変動することになる。

しかしながら、このような順応型変数や雑音が存在する場合でも、特性(I)（パルスの伝搬速度は媒質の状態のみにより定まること）は興奮性媒質の一般的な性質として用いることができる。そのため、パルス列の伝搬は形式的には次のような形で記述される。

$$dt_j(x) / dx = \beta(u(x, t_j(x))) \qquad (1.12)$$

そして、媒質の状態の変化に対して適当な近似をおけば右辺は$t_j(x)$についての陽な形に書き表すことができ、更に解析を進めることができる。

まず、式（1.10）のような順応型変数を持つ媒質においては、次式のように近似できる。

$$dt_j(x) / dx = \sum_{k=1}^{\infty} \beta'(t_j(x) - t_{j-k}(x)) \qquad (1.13)$$

ここで、媒質の状態はそれに先行する全てのパルスの通過時刻によって定まるものとして良い。そして、順応型変数による状態の変化は、各パルス毎に同一のもの（β'）が線形に重畳されるものと仮定している。

また、雑音が存在する場合には、パルス通過時における媒質の状態の揺らぎが含まれるため、式（1.12）は確率微分方程式と見なされる。

式（1.12）は、興奮性媒質の特性(I)（媒質の状態→伝搬速度）を利用して、式（1.9）（ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式）を相対不応期以外の媒質の状態変化の影響を含む形に拡張したものと見

なすことができる。このような、式（1.12）およびそれから導かれるパルス伝搬軌跡（$t_i(x)$）の変化を記述する方程式系を、以下では、「パルスの伝搬方程式」と呼ぶことにする。

1．2．4　信号伝送系としての定式化

神経系において信号はパルス列として符号化されており、神経線維は信号の伝送路としての役割を担っている。このように、興奮性媒質がパルス信号の伝送路としての働きを持つような場合を考えてみよう。伝搬に伴うパルス間隔の変化によりパルス列には相関が生じる。言い換えれば、信号は変調を受けることになる。そのため、神経線維は信号の単なる遅延線ではなく、より高度な変調機能を有しており、神経系における情報処理機構において積極的な役割を担っていることも考えられるわけである。

本研究では、興奮性媒質上のパルス列の伝搬特性を、このようなパルス列に対する信号変調機能の観点から調べる。そして、パルスの伝搬に影響を及ぼす次の3つの因子を対象として、パルスの伝搬方程式に基づいて解析を行う。

(1)相対不応期
(2)順応型変数
(3)雑音

パルス列は数学的には点過程として扱うことができるが、その記述には、間隔系列（隣接する点間の間隔列）によるものと、計数過程（単位区間内の点の個数）によるものとの2つがある[3,18]。ここで、1．2．1で見たように興奮性媒質の性質により伝搬中にパルスの生成、消滅、衝突、追越などが生じることはないため、伝搬前後の間隔系列（$T_i(0)$と$T_i(X)$）には1対1の対応関係が保たれる。そのため、伝搬に伴う変化を考える際には、パルス列をその間隔系列によって記述することが適している。

このことから、パルス列の伝搬をパルス間隔系列に対する信号伝送系（フィルタ）として捉えることにする。すなわち、伝搬に伴って生じるパルス列の変化を、伝搬前のパルス間隔系列:$\{T_i(0)\}$を入力信号、伝搬後のパルス間隔系列:$\{T_i(X)\}$を出力信号とする伝送系として定式化する。そして、その伝達特性を明らかにしていく。（なお、伝搬距離は$0 \leqq x \leqq X$なる有限区間とし、特に、ある一定距離伝搬した後の変化に着目するときには大文字のXを用い、また、伝搬中の変化に着目するときには小文字のxを用いることにするが、両者の使い分けにはそれ以上の厳密な意味づけはない。）

伝搬前の間隔系列　→　伝搬中の変化　→　伝搬後の間隔系列
（入力信号）　　　　（伝送系）　　　　（出力信号）

また、本研究では、興奮性媒質として、神経線維とそのモデルを対象として解析を行う。それは、一つには、神経線維は古くから研究が成されて、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルなどの定量的モデルが確立されていることによる。実際、興奮性媒質の研究は、主として神経線維の特性の解明を目的として進められてきたと言える。また、一つには、上にも述べたように神経パルス列は神経系における情報を担っており、パルス列の変化に対する信号理論的な取扱いが直接的な意味を持ち得るからである。単一神経細胞の持つ信号処理機能の解明は神経系信号処理機構の研究とその工学的応用に当たって重要であり、神経線維についてもその機能を明らかにすることが必要である。

しかしながら、本研究の観点とその結果は、神経線維に限らず興奮性媒質上のパルス列の伝搬に対して普遍的に適用できるものである。そして、従来の数学的解析とは異なる確率論的・信号理論的観点から、興奮性媒質の特性を特徴づけるものである。

１．３　研究の背景

神経線維上を伝搬する間に生じるパルス列の変化に関する研究は、これまでに実験的・理論的両面から行われている。ここで、それらの結果を、本研究における背景として回顧的な形でまとめておく。

まず、本研究を始めるきっかけとなったものは、武者らの実験である[94][95][97]。それは、ヤリイカの巨大軸索の一端にランダムパルス刺激を与え、発生・伝搬するパルス列を観測したものである。その結果として、刺激パルス列として白色雑音スペクトルを持つパルス列を与えた場合、軸索上を伝搬した後のパルス列のパワースペクトルは１／ｆ型となることがあるという、興味ある現象が得られていた。（その後、有髄神経線維を用いた同様の実験も行われている[57]。）

この実験結果を受け、神経線維上の伝搬に伴うパルス列の変化について同様な現象が、神経線維の微分方程式モデルであるＨｏｄｇｋｉｎ－ＨｕｘｌｅｙモデルやＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいて見られるものかどうか、モデルの計算機シミュレーションを行った。そして、実験と同様に、適当なランダムパルス列の刺激により発生するパルス列が伝搬前後でどのように変化するかを、モデルのパラメータを変えながら調べてみた。その結果、パルス列は確かに伝搬に伴ってその間隔が変化することが分かった。但し、それによって生じる相関は１／ｆ型とは異なるものであった。この段階において、武者らの実験により観測された１／ｆスペクトルを持つパルス列は、刺激時のパルスの発生段階で既に生じており伝搬中に生じたものではないことが分かった。

それでは、伝搬中に生じるパルス列の変化はどのような性質のものであろうか。それについて過去の文献から得られたことは、まず、Ｈｏｄｇｋｉｎ－ＨｕｘｌｅｙモデルやＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルなどの神経線維モデルにおいては、図１．５に示したような、周期パルス列におけるパルス間隔：Ｔと速度：θとの間に固有の関係（分散関係）が存在するということであった[97][118]。更に、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式が導かれ、それを用いた数値計算により得られる伝搬軌跡（ｔ(ｘ)）は、もとの偏微分方程式の直接の数値計算から得られるものと非常に良く一致することが、いくつかの周期パルス列の伝搬に対して確認されていた[85][117][118]。

一方で、実際の神経線維においては、パルスの伝搬速度のパルス間隔に対する依存性は、分散関係という言葉は用いられていないが良く知られていた[12][126]。すなわち、パルスの伝搬速度の測定実験において２個の刺激パルスを連続して与えた場合、２個目のパルスの伝搬時間はパルスの間隔が小さいほど大きくなることは、初期の神経伝導実験において測定がなされている[37]。このパルス間隔に対する伝搬時間の遅れは、神経線維の相対不応期の大きさを表す指標の１つとして用いられている。

更に、実験により得られた分散関係（θ(Ｔ)）を用いての、ランダムパルス列の伝搬の計算機シミュレーションも既に行われていた[25]。そこでは、特に、相対不応期の後に続く過常期に着目して、パルス間隔の平均や分散などの統計量の変化が解析されていた。また、武者らの論文[97]においてもｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式と類似のモデルを用いたシミュレーション結果が示されていた。また、分散関係により相対不応期内を伝搬するパルス列の間隔は平滑化されるといった指摘は、他のいくつかの論文の中でなされていた[22][125]。

以上のようなところが、調べて得られた過去の研究結果であった。簡単にまとめてみると、まず、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルに基づく数学的な研究としては、周期パルス解の分散関係、そして、ｋｉｎｅｍａｔｉｃモデルが導かれていた。しかしながら、数学的な関心は、非線形偏微分方程式系における解の存在と安定性に関するものであったため、研究の対象は、専ら孤立パルスと周期パルス列に限られていた。そして、伝搬中のパルス列の変化といった厳密な解析の困難な過渡的現象は、あまり扱われることはなかった。そのためか、ｋｉｎｅｍａｔｉｃモデルについても、それを導出するところで終わっており、それに対する解析は行われていなかった。

一方で、実際の神経線維に対する実験的研究においては、パルス間隔と伝搬速度との関係は良く知られていた。しかしながら、神経系における信号は多くの場合パルス頻度として符号化されていると見なされていることから、パルス列のパターンやパルス間隔の相関などはあまり重要視されていなかった。そのため、神経線維上でのパルス列の統計的性質の変化に関する研究は、本研究者の調べた限りでは上記の２つ[25][97]があるだけであった。

本研究者は、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式のシミュレーションを出発点として、分散関係の線形近似に基づく解析手法の導入により、伝搬に伴うパルス間隔系列の変化を伝送系（フィルタ）として定式

化するに至った。そして、更に、神経線維における２つの因子（順応型変数と雑音）を組み入れた形にｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を一般化できることを用いて、それらの影響の解析へと研究を進めることとなった。

１．４　各章の構成

本研究では、主として神経線維モデルを用いて、興奮性媒質上のパルス列の伝搬における次の３つの因子の影響について調べる。

(１)相対不応期
(２)順応型変数
(３)雑音

そして、パルス列の伝搬に伴う変化をパルス間隔系列に対する信号伝送系としてとらえ、その伝達特性を明らかにする。

伝搬前の間隔系列　→　伝搬中の変化　→　伝搬後の間隔系列
（入力信号）　　　　（伝送系）　　　　（出力信号）

上記の３つの因子のうち、(１)の相対不応期は興奮性媒質に普遍的な特性であり、良く知られた神経線維モデル（Ｈｏｄｇｋｉｎ－ＨｕｘｌｅｙモデルやＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）を用いて調べることができる。それに対して、これらのモデルは(２)の順応型変数や(３)の雑音項を持たないため、(２)(３)についてはそれらを考慮した拡張モデルをもとに解析を行う。

まず、第２章および第３章において、(１)の相対不応期内のパルスの伝搬について、分散関係とｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を用いて調べる。

第２章では、分散関係のグラフを線形近似することによって間隔系列の変化の表式（伝達関数、パワースペクトルなど）を導く。間隔系列に対する伝送系としての特徴は、系の伝達関数がz^{-1}の指数関数となることである。そして、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルを用いたシミュレーション、および、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルの電子回路実験の結果と良く一致することを示す。この章は、本研究の原点となったものである。

続く第３章では、分散関係の非線形性の影響について考える。まず、図１．４からも見られるように、一般的に、パルスの伝搬速度は間隔が増大するにつれて指数関数的に孤立パルスの速度へと漸近する。１つは、この緩やかな非線形性により生じる性質について解析する。一方で、神経線維の回復過程において過常期が存在する場合には、分散関係のグラフは非単調なものとなり、パルス速度は振動的に孤立パルス速度に漸近する。このような強い非線形性が存在する場合には、パルス列の変化は複雑なものとなり解析は困難であるが、シミュレーションおよび区分線形化モデルを用いての結果を示す。

そして、第４章では、(２)の順応型変数、すなわち時定数の大きなゆっくりと変化する因子が存在する場合のパルス列の伝搬について考える。神経細胞においては、適応とか順応、あるいはバースティング現象などの、長い緩和時間や周期を有する現象が広く存在する。また、神経線維においても、時定数の大きなイオンチャンネルやイオンの蓄積効果などによる長時間にわたっての変化が見られることが知られている。Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルは、このような遅い変数を持たないため、これらの現象を定量的に説明するために様々な修正モデルが提案されている。

ここでは、順応型変数のパルス列伝搬に及ぼす影響の定性的な特性を抽出することを考え、最も簡単なモデルである３変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルに基づく解析を行うことにした。そして、順応型変数の影響は、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を拡張することにより、線形フィルタとしての形式に取り込めることを示す。この場合、ケプストラムが系の特性を記述する本質的なパラメータ

となることが分かる。更に、順応型変数がべき型の緩和時間を持つような場合にはパルス間隔には特異な相関が生じ得ることも示す。

また、第５章では、(３)の神経線維上の雑音の影響について調べる。神経興奮を担うイオンチャンネルの動作（開閉）が確率的であることにより、神経線維の膜電流・電位には常に揺らぎが存在している。これらの膜雑音はパルスの伝搬速度に変動を及ぼすため、伝搬を通してパルスの間隔系列の変化にも影響を与える。ここでは、まず、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルに基づく確率的なパルスの伝搬モデルを用いたシミュレーションにより、個々のパルスの伝搬時間の変動の大きさについて定量的な見積りを与える。そして、直径の小さな神経線維においては、観測し得る程度の変動が生じることが示される。

更に、第６章では、(１)の相対不応期と(３)の雑音の両者の相互作用について考える。すなわち、相対不応期内を伝搬するパルス列に対する雑音の影響を調べる。そして、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式に雑音項を取り入れたモデルをもとに、パルス間隔系列の変動の表式を求め、シミュレーション結果と比較する。この場合、間隔系列の変化は加法的雑音項を持つ線形系として近似される。更に、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルを用いた解析も併せて示し、伝搬前後におけるパルス間隔系列の相互情報量についても考察する。

最後に、第７章において、研究結果のまとめ、伝搬特性の推定問題に対する適用、神経線維の機能に対する知見、および今後の課題について述べる。

付1．1　パルスの発生過程

興奮性媒質におけるパルスの発生過程は、神経細胞の入出力特性（刺激－発火特性）を説明するものであり、神経系情報処理機構の解明に当たって重要なものとして古くから研究が進められている。神経細胞の入出力特性を記述するモデルとしては、McCulloch－Pittsモデルに始まり、Caianielloモデル、積分発火型モデル、拡散モデルなどの数学モデルや、Harmonのモデルなどの電子回路モデルなど、これまでに数多くのものが提案され、その性質が調べられている[33][35][81][98][148]。ここでは、特に、それらのモデルにおける周期パルス刺激に対する応答特性についての研究を簡単にまとめておく。

神経細胞の周期パルス刺激に対する応答特性の研究は、Harmonの電子回路モデルを用いた研究に始まる。図1.A1は、Harmonモデルにおいて、刺激パルスの周期を固定して振幅を変えながら、刺激パルス数に対する発火パルス数の比（平均興奮率あるいは発火率と呼ばれる）をプロットしたものである[81]。刺激パルスの振幅が大きくなるにつれて、無発火状態（平均興奮率:0）から1対1応答状態（平均興奮率:1）へと変化するが、その間の変化は連続的なものではなく、階段状のジャンプを繰り返すものとなる。すなわち、出力パルスはほとんど全ての領域で入力パルスに引き込まれ、平均興奮率はm／n型のものとなることが特徴である。このような引き込み現象は、実際の神経細胞（ザリガニの伸展受容器）においても観測されている[81]。

更に、このような応答特性は、CaianielloモデルやFitzHugh－Nagumoモデルをもとにして導かれた1階差分方程式（1次元写像モデル）によって良く説明されることが示された[151][152]。そのモデルは円周写像（circle map）と同型なものであり、平均興奮率（円周写像の場合には回転数（rotation number）と呼ばれる）は拡張されたCantor関数となる。また、出力パルス列はFarey列に対応する特殊なものとなるといった特性が明らかにされた。

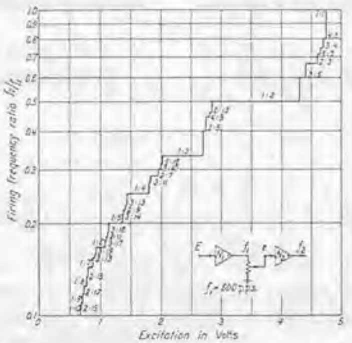


Figure 8-2. Firing response of one unit being driven by another. "Following" is precise at high levels of excitation. As the driven unit receives progressively smaller stimuli, it begins to drop pulses. The 1:2 and 1:3 steps result from ordinary temporal summation. Other ratios of firing frequencies stem from another phenomenon, caused by asynchrony between driving pulses and the refractory period of the driven unit.

図1.A1　Harmonの電子回路モデルの応答特性（文献(81)より引用）
Fig. 1.A1. Response of Harmon's electronic neuron model.

そして、これらの結果を受けて、ヤリイカの巨大軸索を用いての電流刺激実験が行われた[57]。その結果、上記のようなＣａｎｔｏｒ関数型の特性が確認されたが、同時に、カオス的な応答も生じることが観測された。すなわち、実際の神経細胞では、Ｃａｎｔｏｒ関数型の引き込み応答の一部がカオス応答によって乱れたものになるのである。このようなカオス的な応答とそれによる平均興奮率のＣａｎｔｏｒ関数からの乱れは、空間固定の場合のＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルや
ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルを用いた計算機シミュレーションによっても確認された。そして、その特性は、リターンマップや拡張された位相反応曲線から導かれた１次元写像モデルによって良く記述されることが示されている[54][124]。

このように、興奮性媒質の周期パルス入力に対するパルス発生には興味深い特徴があることが知られており、これらの特性を組み入れた神経回路モデルによる情報処理系を構成する試みも成されている。

ここで、このようなパルスの発生過程と本研究で対象とするパルスの伝搬過程とを対比してみる。パルス発生過程は、空間固定モデル（式（１．１）では、$\nabla^2 u(x,t)\equiv 0$としたもの）によって扱うことができるので、現象全体は非線形常微分方程式によって記述される。そして、本質的な問題は絶対不応期特性（閾値作用）によるパルスの発生の有無であり、それは、１次元写像モデルによって良く近似される。一方、パルスの伝搬問題では、もとの方程式は非線形偏微分方程式であり、相対不応期（伝搬速度の分散関係）によって生じるパルスの位置の変化は、ｋｉｎｅｍａｔｉｃモデルと呼ばれる１階微分方程式系によって近似される。まとめると、興奮性媒質におけるパルス列の発生と伝搬の記述において、次のような興味ある対応関係が見られる。

	パルス列の発生	パルス列の伝搬
もとの方程式	非線形常微分方程式	非線形偏微分方程式
本質的現象	パルス発生の有無	パルス位置の変化
関連する特性	閾値作用と絶対不応期	分散関係と相対不応期
近似方程式	１次元写像モデル（１階差分方程式）	ｋｉｎｅｍａｔｉｃモデル（１階微分方程式系）

付１．２　ｋｉｎｅｍａｔｃｉ方程式の導出

反応拡散方程式系（式（１．１））からｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（１．９））を直接導く方法には、解の特異摂動近似によるもの[68][143]と孤立パルスの重ね合わせによるもの[15]とがある。ここでは、後者による方法について簡単に示す。

まず、式（１．１）において、次式を満たす一定速度：θ_0で伝搬する孤立パルス解：$s(\tau)$の存在を仮定する（空間は１次元とする）。

$$\theta_0^{-2} D\, d^2 s(\tau)/d\tau^2 - d s(\tau)/d\tau + f(s(\tau)) = 0$$

$$\begin{aligned} |s(\tau)| &\propto \exp(\eta_1 \tau) \quad (\tau \to -\infty) \\ &\propto \exp(-\eta_2 \tau) \quad (\tau \to \infty) \qquad (\eta_1 \gg \eta_2) \end{aligned} \qquad (1.A1)$$

そして、パルス列に対応する式（１．１）の解を、この孤立パルス解の重ね合わせの形で次のように表

す。

$$u(x,t)=\sum_j s(\tau-\tau_j(\varepsilon x))+\varepsilon r(\tau,\varepsilon x)$$

$$t=x/\theta_0+\tau$$
$$t_j(x)=x/\theta_0+\tau_j(\varepsilon x)$$
$$\varepsilon=\exp(-\eta_0\tau) \qquad (1.A2)$$

ここで、rは補正項であり、個々のパルスの相対位置:τ_jはxと共にゆっくりと変化する（$\tau_j=\tau_j(\varepsilon x)$）。そして、$\varepsilon$の1次のオーダー（$O(\varepsilon)$）までとれば、

$$\partial^2 u/\partial x^2=\sum_j(\theta_0^{-2}+2\theta_0^{-1}d\tau_j/dx)d^2 s_j/d\tau^2+\varepsilon\theta_0^{-2}\partial^2 r/\partial\tau^2$$

$$f(u)=f(\sum_j s_j)+\varepsilon\nabla f(\sum_j s_j)\cdot r$$

$$\partial u/\partial t=\sum_j ds_j/d\tau+\varepsilon\partial r/\partial\tau$$

$$(s_j=s(\tau-\tau_j)) \qquad (1.A3)$$

これらを式（1.1）に代入し、$d\tau_j/dx\sim O(\varepsilon)$であることに注意すれば、$O(\varepsilon)$の項から次式を得る。

$$\varepsilon[\partial r/\partial\tau-\theta_0^{-2}D\partial^2 r/\partial\tau^2-\nabla f(\sum_j s_j)\cdot r]$$
$$=2\theta_0^{-1}D\sum_j d^2 s_j/d\tau^2 d\tau_j/dx+[f(\sum_j s_j)-\sum_j f(s_j)] \qquad (1.A4)$$

ここで、次式を満たす$g_j=g(\tau-\tau_j)$が存在すると仮定する。（正しくは共役ベクトルを考える。）

$$dg_j/d\tau-\theta_0^{-2}d^2 g_j/d\tau^2-\nabla f(s_j)\cdot g_j=0 \qquad (1.A5)$$

式（1.A4）とg_jとの内積をとれば、g_jの局所性から、左辺は$O(\varepsilon^2)$となり、更に、

$$d\tau_j/dx=-\int_{-\infty}^{\infty}[f(\sum_j s_j)-\sum_j f(s_j)]\cdot g_j d\tau \Big/ \int_{-\infty}^{\infty}2\theta_0^{-1}D\sum_j d^2 s_j/d\tau^2\cdot g_j d\tau$$
$$=-\int_{-\infty}^{\infty}s(\tau+\tau_j-\tau_{j-1})\nabla f(s(\tau))g(\tau)d\tau$$
$$\Big/ \int_{-\infty}^{\infty}2\theta_0^{-1}D\sum_j d^2 s_j/d\tau^2\cdot g_j d\tau \qquad (1.A6)$$

が得られる。右辺は先行パルスとの間隔:$\tau_j-\tau_{j-1}$の関数であり、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（1.9））の形を与える。

付１．３　分散性孤立波（ソリトン）との比較

興奮性媒質における伝搬パルスと類似の波動現象として、分散性を有する非線形媒質上を伝搬する孤立波（ソリトン）が良く知られている[136][139][147]。分散性とは、正弦波の伝搬における位相速度がその波長によって異なる現象を意味する。ソリトンは、媒質の非線形性による波の急峻化が分散性によって抑えられることによって形作られる、パルス状の固有波形を持つ安定に伝搬する波である。興奮性媒質上のパルスは、媒質の非線形によるパルス状の状態変化が拡散により伝搬するものであり

ソリトンとは全く別のものである。しかしながら、伝搬に伴うパルス列の変化の性質において、興奮性パルスとソリトンとの間には興味深い対応関係が存在する。

ソリトン解を持つ非線形波動方程式は数多く存在するが、例えば、浅い水の波を記述するために導かれたＫｏｒｔｅｗｅｇ－ｄｅＶｒｉｅｓ（ＫｄＶ）方程式が良く知られている。

$$\partial u/\partial t+6u\partial u/\partial x+\partial^3 u/\partial x^3=0 \qquad (1.A7)$$

この方程式は、次式で表される単一ソリトン解を持つ。

$$s(x,t)=u_0 \mathrm{sech}^2[(u_0/2)^{1/2}(x-2u_0 t)] \qquad (1.A8)$$

ここで、ソリトンが興奮性パルスと異なる点は、その振幅：u_0が任意の大きさを取り得ることである。また、その速度（$c=2u_0$）は振幅により定まる。

更には、伝搬するパルス列に対応する、任意個数のソリトンの伝搬を表す解（Ｎソリトン解）も存在する。それについても厳密解が得られているが、その伝搬に伴う変化は、次のような格子方程式により近似的に記述できることが知られている[65][66]。

$$d^2x_j/dt^2=g(x_j-x_{j-1})-g(x_{j+1}-x_j)$$

$$g(x)=\exp(-\lambda x) \qquad (1.A9)$$

ここで、$x_j=x_j(t)$はｊ番目のソリトンの時刻：ｔにおける位置を表す。ｇは、前後のソリトンとの相互作用を表す指数関数的に減衰する関数である。

この格子方程式（式（１．Ａ９））は、興奮性パルスにおけるｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（１．９））と同様に、Ｎソリトン解を単一ソリトン解の重ね合わせによって近似することにより導かれる。２つの方程式の本質的な違いは、その左辺が、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式では１階微分であるのに対して、格子方程式では２階微分となっていることである。ソリトンの場合に２階微分項が生じるのは、その伝搬速度が振幅に依存することによる。すなわち、Ｎソリトン解を

$$u(x,t)\simeq\sum s_j(x_j(t),t)$$

$$s_j(x,t)=s(x,t;c=c_j(t)) \\ \simeq s(x,t)+s'_j(x,t) \qquad (1.A10)$$

と近似し、もとの波動方程式（式（１．Ａ７））に代入すると、ｔについての１階微分項が、

$$\partial s_j/\partial t=\partial s/\partial t+(\partial s_j/\partial c_j)dc_j/dt$$

$$c_j(t)=dx_j(t)/dt \qquad (1.A11)$$

となり、d^2x_j/dt^2の項が現れることが分かる。

ところで、式（１．Ａ９）は、復元力：ｇを有するバネに１次元的に結合された質点：x_jの運動方程式に他ならならない。特に、ｇがこのような指数関数である場合にはソリトンの離散型モデルとして良く知られている戸田格子であり、格子上を伝搬するソリトン解を持つ。そして、連続体近似を行えばＫｄＶ方程式に帰着する。すなわち、ＫｄＶ方程式の解である個々のソリトンの伝搬は格子方程式により記述されるが、更に疎視化を行ってソリトンの密度を見た場合その変化は再びＫｄＶ方程式に従うわけである。

同様な階層的な構造が、興奮性媒質についても存在する。興奮性パルスの場合、パルス列の伝搬はｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式により記述されるが、その連続体近似により、パルス密度は対流項を持つ拡散方程式あるいはＢｕｒｇｅｒｓ方程式などに帰着する。すなわち、反応拡散方程式の解である興

奮性パルス列の伝搬はｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式により記述され、更にそのパルス密度の変動は再び拡散型の方程式によって近似されることになる。
　このようなパルス（ソリトン）の伝搬における階層的な性質をまとめると、次のようになる。

	散逸系	保存系
媒質の状態	反応拡散方程式 ＦＨＮモデル	非線形波動方程式 ＫｄＶ方程式
パルス間相互作用	ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式	格子方程式
パルス密度	拡散方程式 Ｂｕｒｇｅｒｓ方程式	波動方程式 ＫｄＶ方程式

興奮性媒質はエネルギーの散逸を伴う散逸系であるのに対して、ソリトンを生成する分散性媒質は散逸の無い保存系である。そして、もとの媒質の性質（散逸系と保存系）が、媒質上におけるパルスあるいはソリトンの相互作用の性質、ひいてはその密度変化の性質にもつながっているわけである。
　なお、非線形波動方程式が散逸項を有するとき、格子方程式においてｇが振動的となり、ソリトンの運動はカオス的になる場合があることが知られている[(65)(66)]。同様のことが反応拡散方程式に対流項などを付加したモデルにおいて見られることも考えられる。

第２章　相対不応期内のパルス伝搬

２．１　まえがき

本章では、神経線維の相対不応期内を伝搬するパルス列の変化について、分散関係とｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式に基づく解析を行う。

神経細胞において、細胞体側で発生したパルスは、神経線維（軸索）上を伝搬して末端部に至る。電気刺激実験によれば、単一のパルスは固有の一定速度で伝搬するが、続けて複数個のパルスを伝搬させた場合、２番目以降のパルスの伝搬速度は、先行パルスとの時間間隔に依存して異なったものになることが知られている[71][79][97][125][133]。また、神経線維の数学モデルであるＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル（あるいはＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）においては、その周期進行波解（等間隔伝搬パルス列）に対して、速度:θと間隔:Ｔとの間の分散関係:$\theta=\theta(\mathrm{T})$が存在する[89][117][118][119]。図2.1（ａ）に、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙ方程式における$\theta(\mathrm{T})$のグラフを示す。実験からも同型のものが得られている[12][125][126]。

このようなパルス間隔に対するパルス速度の依存性は、パルス速度が先行パルス通過後の神経線維の膜電位の回復状態に依存することにより生じると考えられている[12][69][129]。実際、$\theta(\mathrm{T})$のグラフはインパルス後電位の波形と良く似ており、図２．１において、温度:１６℃の場合では、０～３msecは絶対不応期に、それに続く緩やかに増加する区間は相対不応期に相当する。一般には単調に孤立パルスの速度:$\theta(\infty)$に漸近すると見なせるが、図２．１で温度が高い場合に顕著なように、$\theta(\infty)$よりも大きくなる過常期（ｓｕｐｅｒ－ｎｏｒｍａｌ　ｐｅｒｉｏｄ）が見られる場合もある[25][71][79][89][117][118][125][132]。

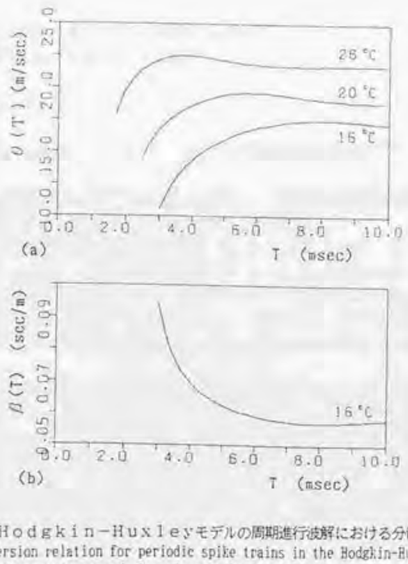


図2.1　Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルの周期進行波解における分散関係
Fig. 2.1. Dispersion relation for periodic spike trains in the Hodgkin-Huxley model.
(a): Propagation speed θ vs interspike interval T at three temperatures.
(b): Inverse β of propagation speed vs T at 16 ℃.

各パルスの伝搬速度はその時点の膜の回復状態（膜電位）により定まること、そして、各パルス後電位の波形がほぼ同一であり膜の回復過程が個々のパルスに依らないと見なせることから、パルス列の伝搬は次式のように近似される（ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（1.9）））[98][117][119]。

$$dt_j(x)/dx = 1/\theta(t_j(x) - t_{j-1}(x)) \qquad (0 \leqq x \leqq X)$$

ｘ：神経線維上の位置
$t_j(x)$：ｘにおけるｊ番目のパルスの通過時刻　　（2.1）

実際、ＨｏｄｇｋｉｎーＨｕｘｌｅｙモデルやＦｉｔｚＨｕｇｈーＮａｇｕｍｏモデルにおけるパルス列の伝搬軌跡：$\{t_j(x)\ (0 \leqq x \leqq X)\}$は、初期境界値問題として直接数値計算して得られたものと、式（2.1）により計算したものとで良く一致する。
神経生理実験においては、イオンの蓄積効果などによる適応現象が見られる[2][21][79][96][133]。その場合、ＨｏｄｇｋｉｎーＨｕｘｌｅｙモデル、更にはそれに基づくｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（2.1））は長時間においては成り立たないが、生体内においてはモデルに近い状態が実現されていると考えられている[1][8][15][78]。
神経系において信号はパルス列として符号化されており、神経線維は信号の伝送路と見なされる。そのため、神経線維上のこのような分散関係がフィルターとして機能し、信号の変調が起こる可能性が示唆されている[43][125]。そして、実験およびシミュレーションによって、伝搬前後のパルス列の統計的性質（間隔分布、系列相関、パワースペクトルなど）に変化が生じることが示されている[96][97]。
ところで、式（2.1）は連続体近似により双曲型保存方程式あるいはＢｕｒｇｅｒｓ方程式などに帰着させることができ[96][127]、その解析によりパルス列の変化の定性的な性質が得られる。しかしながら、連続体近似を用いなくとも、パルスの間隔系列：$\{T_j(x)\}$の変化は次式のように記述することができる。

$$\begin{aligned} dT_j(x)/dx &= 1/\theta(T_j(x)) - 1/\theta(T_{j-1}(x)) \\ &= \beta(T_j(x)) - \beta(T_{j-1}(x)) \end{aligned}$$

$$T_j(x) = t_j(x) - t_{j-1}(x)$$

$$\beta(T) = 1/\theta(T) \qquad (0 \leqq x \leqq X) \qquad (2.2)$$

式（2.2）は、伝搬前の間隔系列：$\{T_j(0)\}$を入力とし、伝搬後の間隔系列：$\{T_j(X)\}$を出力とする、伝搬距離：Ｘをパラメータとする伝送系として捉えることができる。
神経系においては、パルス間隔系列による符号化（ｉｎｔｅｒｖａｌ　ｃｏｄｅ）が用いられている場合が知られている[59]。また、南雲の能動線路（ＦｉｔｚＨｕｇｈーＮａｇｕｍｏモデル）は、電圧ー周波数変換（Ｖ／Ｆ変換）などによって得られるパルス信号に対するディジタルフィルターとしての工学的利用が考えられる。このようなことから、本章では、相対不応期内の分散関係に基づくｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を式（2.2）のようにパルス間隔系列に対する伝送系として定式化し、その特性について解析する。
ここで、$\beta(T)$（$=1/\theta(T)$）は、図2.1（ｂ）に示すように、相対不応期に当たる区間で単調減少した後、ほぼ一定値となる。そのため、パルス間隔（$T_j(x)$）が変化するのは、$T_j(x)$または$T_{j-1}(x)$が相対不応期内にある場合に限られる。そこで、対象とするパルス列を、間隔分布の台が相対不応期に含まれるか、あるいはそのように近似できるようなものとして、解析を進めることにする。これは、実際の神経系においては、対象を密で規則的な（自励発振状態のような）ものに限ることになる。また、逆に、パルス間隔が相対不応期に比べて大きい、疎なパルス列は、式（2.1）に基づく分散関係ではほとんど変化しないことが分かる。

２．２　線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式

２．２．１　間隔系列の伝達特性

相対不応期内に分布するパルス列の伝搬においては、$\beta(T)$は相対不応期内の適当な点:(T_s, β_s)の回りで、式（２.３）のように線形近似することができる。それを用いて、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（２.２））は、式（２.４）のように線形化される。

$$\beta(T) = -\beta_\theta T + \beta_\theta T_s + \beta_s$$

$$\begin{aligned} \beta_\theta &\simeq -d\beta(T_s)/dT \\ &= \theta(T_s)^{-2}\, d\theta(T_s)/dT \qquad (>0) \end{aligned} \tag{2.3}$$

$$dT_j(x)/dx = -\beta_\theta T_j(x) + \beta_\theta T_{j-1}(x) \qquad (0 \leqq x \leqq X) \tag{2.4}$$

以下では、この線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を、$\{T_j(0)\}$を入力、$\{T_j(X)\}$を出力とするフィルターとしてとらえ、$-\infty < j < \infty$として、その定常エルゴード的系列に対する応答を考える[102][109]。（集合平均を用いて非定常応答を扱うこともできるが、複雑になるだけである。）また、特に伝搬前後の変化に着目するときには大文字のXを用い、伝搬中の変化に着目するときには小文字のxを用いる。更に、$T_j(x) - T_s \to T_j(x)$とし、$\beta_\theta = 1$に正規化しておく。

式（２.４）は陽に解くことができ、インパルス応答（$\{T_j(0)\} = \{\delta_{j0}\}$に対する出力系列）：$h_j(X)$は次式で与えられる。（これは、正規化する前の間隔系列においては、無限の過去から一定間隔（T_s）で与えられていた入力系列に１個だけ異なるものを入れた場合に対応している。）

$$\begin{aligned} h_j(X) &= \exp(-X)X^j/j! \qquad && (j \geqq 0) \\ &= 0 && (j < 0) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} h_j(0) &= 1 \qquad && (j = 0) \\ &= 0 && (j \neq 0) \end{aligned} \tag{2.5}$$

そして、間隔系列に対する伝達関数:$H(z;X)$、および周波数応答関数:$G(\omega;X)$ $(=H(e^{i\omega};X)$は、以下のように得られる。

$$\begin{aligned} H(z;X) &= \sum_{j=0}^{\infty} h_j(X) z^{-j} \\ &= \exp[X(z^{-1}-1)] \qquad (|z|>0) \end{aligned} \tag{2.6}$$

$$|G(\omega;X)|^2 = \exp[2X(\cos(\omega)-1)]$$

$$\angle G(\omega;X) = -X\sin(\omega) \qquad (0 \leqq \omega \leqq \pi) \tag{2.7}$$

インパルス応答は、Ｐｏｉｓｓｏｎ分布型となる。また、$\sum_{j=0}^{\infty} h_j(X) = 1$より、系列の平均値は不変である（$E\{T_j(X)\} = E\{T_j(0)\}$）。そして、伝達関数は$z^{-1}$の指数関数となり、低域通過型の周波数特性を持つ。特に、$\omega \to 0$において近似的に、直線位相遅れを有するＧａｕｓｓ型フィルターとなる。

特に、伝搬前の間隔系列:$\{T_j(0)\}$が白色雑音系列:$\{\varepsilon_j;\ E\{\varepsilon_j\} = 0,\ E\{\varepsilon_j \varepsilon_k\} = \delta_{jk}\}$であるとき、伝搬後の間隔系列:$\{T_j(X)\}$のパワースペクトル:$S(\omega;X)$は$|G(\omega;X)|^2$に等しく、１次の指数型スペクトル[122]を有する系列が生成される。そして、その相関関数:$r_k(X)$は、式（２.９）で表される。

$$S(\omega;X)=S(\omega;0)|G(\omega;X)|^2$$
$$=\exp[2X(\cos(\omega)-1)] \qquad (2.8)$$

$$r_k(X)=E\{T_j(X)T_{j+k}(X)\}$$
$$=1/\pi\int_0^{\pi}|G(\omega;X)|^2\cos(k\omega)\,d\omega$$
$$=\exp(-2X)I_k(2X)$$

$$I_k(z)=(z/2)^k\sum_{n=0}^{\infty}(z/2)^{2n}/(n!(n+k)!)$$
：第1種変形Ｂｅｓｓｅｌ関数 (2.9)

系列の相関関数（$r_k(X)$）も、伝達関数と同様に、ｋについて近似的にＧａｕｓｓ型となる。それは、次式のように拡散型の方程式系に従うことからも分かる。

$$dr_k(x)/dx=dE\{T_j(x)T_{j+k}(x)\}/dx$$
$$=E\{(-T_j(x)+T_{j-1}(x))T_{j+k}(x)+T_j(x)(-T_{j+k}(x)+T_{j+k-1}(x))\}$$
$$=r_{k-1}(x)-2r_k(x)+r_{k+1}(x) \qquad (2.10)$$

また、式（２．４）の一般解の形は、次のように、そのままＭＡ（移動平均）過程およびＡＲ（自己回帰）過程としての表式を与える。

$$T_j(X)=\sum_{n=0}^{\infty}m_n(X)\varepsilon_{j-n}$$
$$=\sum_{n=0}^{\infty}h_n(X)\varepsilon_{j-n}$$
$$=\sum_{n=0}^{\infty}\exp(-X)X^n/n!\,\varepsilon_{j-n} \qquad (\text{MA過程})$$

$$\varepsilon_j=\sum_{n=0}^{\infty}a_n(X)T_{j-n}(X)$$
$$=\sum_{n=0}^{\infty}h_n(-X)T_{j-n}(X)$$
$$=\sum_{n=0}^{\infty}\exp(X)(-X)^n/n!\,T_{j-n}(X) \qquad (\text{AR過程}) \qquad (2.11)$$

系の性質から、共に無限大の次数を持つことになる。そして、$m_n(X)$（$=h_n(X)$）$=a_n(-X)$、あるいは、$G(z;X)^{-1}=G(z;-X)$なる関係は、系列の復元が式（２．４）をｘについて逆向きに解くことに相当することの結果である。

２．２．２　計数過程としての表式

神経パルス列は、計数過程（あるいはインパルス列：$\sum_{-\infty<j<\infty}\delta(t-t_j)$）[9][35]として扱われる場合も多いので、その特性の変化を与えておく。ここでは、特に、入力パルス列として、その間隔系列が正規白色雑音系列であるもの、すなわちパルス間隔の分布：$g_1(\tau)$が独立で正規分布：$N(T_0,\sigma^2)$に従うものを考える。（但し、$\sigma \ll T_0$とし、$g_1(\tau)=0$（$\tau<0$）として扱う。）この入力インパルス列について、ｎ次間隔分布関数（$\sum_{j=1}^{n}T_j$の密度関数）：$g_n(\tau)$、強度関数（再生密度）：$h(\tau)$、相関関数：$\phi(\tau)$、パワースペクトル：$\Phi(f)$はそれぞれ次のように定義、あるいは表される[9][29]。

$$g_n(\tau)=(2\pi n\sigma^2)^{-1/2}\cdot\exp[-(\tau-nT_0)^2/(2\pi n\sigma^2)]$$
$$\sim N(nT_0,n\sigma^2) \qquad (2.12)$$

$$h(\tau)=\sum_{n=1}^{\infty} g_n(\tau) \qquad (\tau>0)$$
$$=\sum_{n=1}^{\infty} g_n(-\tau) \qquad (\tau<0) \tag{2.13}$$

$$\phi(\tau)=(h(\tau)-1/T_m+\delta(\tau))/T_m \tag{2.14}$$

$$\Phi(f)=\int_{-\infty}^{\infty}\phi(\tau)\exp(-2\pi f\tau)d\tau$$
$$=\{1+2\Lambda(f)[\cos(2\pi T_m f)-\Lambda(f)]/[1+\Lambda^2(f)-2\Lambda(f)\cos(2\pi T_m f)]\}/T_m$$

$$\Lambda(f)=\exp[-(2\pi f)^2\sigma^2/2] \tag{2.15}$$

間隔系列に対する線形性により、間隔の分布型（正規分布）および平均値は不変であるので、距離:X伝搬後のインパルス列: $\sum_{-\infty<j<\infty}\delta(t-t_j(X))$ の特性は、間隔系列の相関関数（$r_k(X)=E\{[T_j(x)-T_m][T_{j+k}(x)-T_m]\}$）によって定まる。分布関数およびパワースペクトルは次のように表される。

$$g_n(\tau;X)\sim N(nT_m,\sigma_n^2(X))$$

$$\sigma_n^2(X)=nr_0(X)+2\sum_{k=1}^{n-1}(n-k)r_k(X)$$
$$=2n\sigma^2\exp(-2X)/\pi\cdot\int_0^{\pi}\exp(2X\cos(\theta))K_{n-1}(\theta)d\theta$$

$$K_n(\theta)=\{\sin[(n+1)\theta/2]/\sin(\theta/2)\}^2/[2(n+1)]$$
$$:\text{Fejer核} \tag{2.16}$$

$$\Phi(f;X)=\{1+2\sum_{n=1}^{\infty}\cos(2\pi nT_m f)\cdot\exp[-(2\pi f)^2\sigma_n^2(X)/2]\}/T_m \tag{2.17}$$

計数過程のパワースペクトル（$\Phi(f;X)$）と間隔系列のパワースペクトル（$S(\omega;X)$）との間には一般に次式のような関係があり[4]、低周波領域において2つのグラフは同型になる。

$$\lim_{f\to 0}\Phi(f;X)=\lim_{\omega\to 0}S(\omega;X)/T_m^3 \qquad (\omega=2\pi T_m f) \tag{2.18}$$

図2.4に、$\Phi(f;X)$のグラフを示している（破線は式（2.17）によるもの、実線は2.3.1でのシミュレーション結果によるもの）。間隔系列に対する低域通過型の特性は、計数スペクトルにおいては平均周波数（$1/T_m$）への引き込み様の変化として現れることが分かる[97]。

2.2.3 解の安定性との関係

式（2.4）の自明解:$\{T_j(x)\equiv 0\}$は、$x\to\infty$において、$\beta_2>0$のとき安定、$\beta_2<0$のとき不安定である。（このことは、もとの式（2.2）においては、等間隔系列の分散関係のグラフの傾き（$d[1/\theta(T)]/dT$）に対する安定性に当たる。）そのため、β_2の符号により系の性質は定性的に異なったものになる。式（2.5）～（2.9）において$X\to -X$と置き換えれば、$\beta_2<0$のときの性質が得られる。その周波数特性は高域強調型となり、分散の増大により変動が激しくなることが分かる。また、系列相関係数: $\rho_k(X)$の$X\to\infty$における漸近値は次式のようになり、$\beta_2>0$のときは正の相関を生じるが、$\beta_2<0$のときは負の相関を生じる。

$$\rho_k(X)=r_k(X)/r_0(X)$$
$$=I_k(2X)/I_0(2X)$$

$$
\begin{array}{ll}
\to 1 & (\beta_2 > 0) \\
\to 1 & (\beta_2 < 0,\ k:\mathrm{even}) \\
\to -1 & (\beta_2 < 0,\ k:\mathrm{odd})
\end{array}
\qquad (2.19)
$$

神経線維においては、相対不応期の後に逆に興奮性の増加する過常期（ｓｕｐｅｒ－ｎｏｒｍａｌ ｐｅｒｉｏｄ）が続く場合がある[25][135]。Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおいても、温度が高くなると膜電位の回復過程は振動的になることによって過常期が生じる[33]。そのような過常期が顕著な場合には、$\beta_2 < 0$（$d[1/\theta(T)]/dT < 0$）なる区間に分布する系列においても変化が生じ得る[29][42]。間隔分布が両区間にわたるパルス列の系列相関の変化も、上で示した性質によりある程度説明される[25]。また、パルス間隔のｌｏｃｋｉｎｇ効果[7][33]によって、間隔分布が２峰化する[15][59]などの現象も見られる。このような過常期の影響については、第３章で見ることにする。

２．３　シミュレーションおよび回路実験

２．３．１ Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル

ここでは、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル[1]を用いたシミュレーションにより、間隔系列の変化の大きさが実際にどの程度のものとなるかを調べる。各パラメータ値は松本[26]により、温度は１６℃とする。一端（$x=0$cm）におけるパルス発生のための電流刺激は、高さ:５mA/cm^2、幅:０．１msecの矩形パルスとする。（この場合、絶対不応期の外では１対１で伝搬パルスが発生する。）神経線維の長さは２１cmとし、他端は開放端、空間刻み:$\Delta x=0.1$cm、時間刻み:$\Delta t=0.005$msecとして陽解法による数値計算を行った。

ここでは、分散関係の線形近似により得られた特性（２．２．２）について見るために、刺激パルス列として、各パルス間隔が独立に正規分布:N(５msec, １msec^2)に従う正規白色雑音系列を用い（$S(\omega;0)=1$msec^2），５２１５個に対し５２００個の伝搬パルスを得た。（１５個の欠落は絶対不応期による。）伝搬距離:$X=1$cm，１０cm，２０cmにおけるパルス間隔系列:$\{T_i(1)\}$, $\{T_i(10)\}$, $\{T_i(20)\}$の１部を図２．２に示した。伝搬に伴い系列の変動が滑らかになっていくことが分かる。（なお、式（２．２）による計算も同時に行い、それが十分な近似を与えることも確認をしている。$\{T_i(20)\}$において、両者の差の２乗平均値は０．０１１msec、最大値は０．０３８msecであった。）

図２．３には、間隔系列のパワースペクトル:$S(\omega;X)$（$=|G(\omega;X)|^2$）を示した。低域通過型の変化が見られる。破線は、線形近似によるもの（式（２．７），$X=0.45$，０．９，１．８）である。１０cm伝搬後では、線形近似によるもの（$X=0.45$）と良く一致する。しかし、この比で伝搬距離を規格化した場合、２０cm伝搬後では高周波領域において線形近似（$X=0.9$）よりもやや大きな値となる。このずれは、４０cm伝搬後では顕著になり、関数型自体が異なってくる。（$T_i(40)$は式（２．２）を用いて計算した。）このような高周波領域における線形近似からのずれについては、第３章で考察する。

図２．４には、計数スペクトルを示した。破線は、線形近似によるもの（式（２．１５），および式（２．１７），$X=0.45$，０．９）である。なお、$X=10$cm，２０cmに対応するグラフは１／１０倍ずつ下にずらして示してある。伝搬に伴い、平均周波数（２００Hz）における引き込み様の変化、すなわち、ピークの増大およびその両側における低下が起こる。

また、図２．５には、標準偏差（$r_2(X)^{1/2}$）及び系列相関係数（$\rho_k(X)$　$k=1$，２）の伝搬に伴う変化を示した。破線は、式（２．９）によるものである。分散の減少と共に正の相関が生じる。このように、現実的な長さにおいて、観測可能な変化が生じ得ることが分かる。

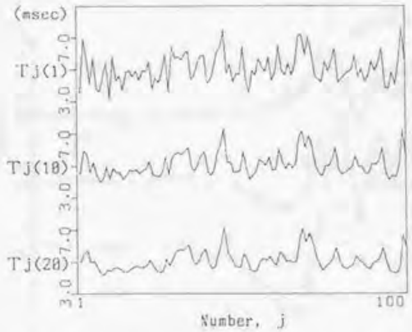


図2.2 間隔系列の変化（Hodgkin－Huxleyモデル）
Fig. 2.2. Changes in a sequence of interspike intervals $T_j(x)$ obtained from the simulation in the Hodgkin-Huxley model.

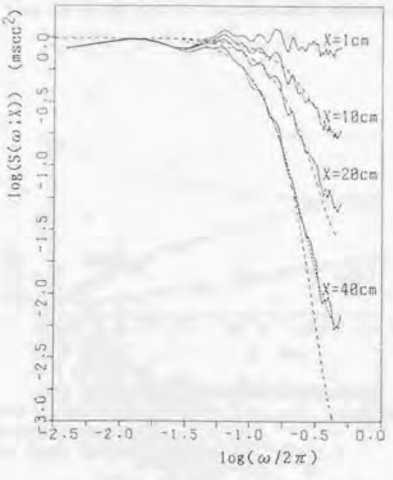


図2.3 間隔系列のパワースペクトル
Fig. 2.3. Power spectra $S(\omega;X)$ of interspike intervals.
Solid lines: estimates from the simulated sequence.
Dashed lines: linear approximations, eq. (2.7).
A dotted line: a piecewise linear approximation, eq. (3.25).

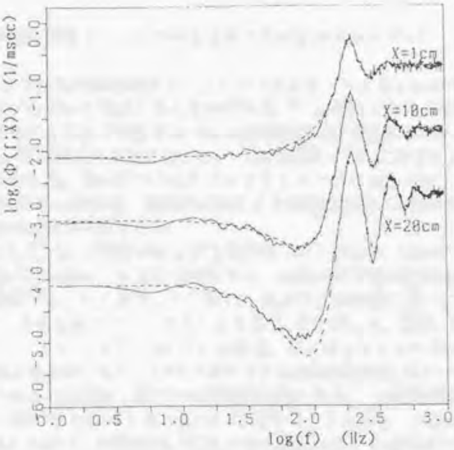


図2.4 計数スペクトル

Fig. 2.4. Spectra of counts $\Phi(f;X)$.
Solid lines: from the simulated sequence.
Dashed lines: linear approximations, eq. (2.15) and eq. (2.17).
Lower two of both kinds of lines are shifted downward by a decade each.

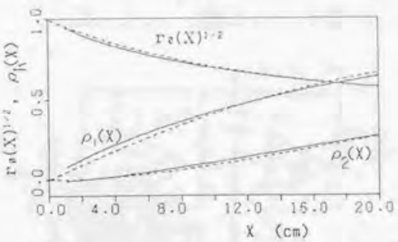


図2.5 系列の標準偏差および系列相関係数の変化

Fig. 2.5. Changes in the standard deviation $r_e(X)^{1/2}$ and serial correlation coefficients $\rho_i(X)$.
Solid lines: from the simulation.
Dashed lines: from a linear approximation, eq. (2.9).

２．３．２　南雲の能動線路（ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）

図2.6（ａ）に示した南雲の能動線路（ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）[38]は、同図（ｂ）のようにオペアンプを用いて構成することができる[39]。それにより２０段の線路を構成し、１段目に電流刺激を与えることにより発生するパルス列の伝搬に伴う変化を調べた。

まず、図２．7には、等間隔パルス列における、パルス間隔（Ｔ）に対する１段当りの伝搬時間（β(T)に対応する）を示した。そのグラフはＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおけるβ(T)と同型であり、Ｔ≒１６．５msecまでは、絶対不応期により等間隔伝搬パルス列は得られず、その後単調に減少し、Ｔ≒３０msec以降で一定となる。

そこで、電圧刺激としてパルス間隔が独立に正規分布：N(２０msec, 1msec^2)に従うパルス列（各パルスは高さ：－５v、幅：０．２msec）５２００個を与え、伝搬パルス列の変化を見た。（この場合、１対１で伝搬パルスが発生する。）１段目、１０段目、および２０段目において測定したパルス間隔系列の１部を図２．８に、それらのパワースペクトルを図２．９に示した。図２．９の破線は、線形近似によるもの（式（２．７）、Ｘ＝０．４５，０．９）である。Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルの場合と同様に、系列の変動は滑らかになり、パワースペクトルは線形近似と良く一致することが分かる。

南雲の線路では、パルスの伝搬は１段づつの離散的な形となる。（神経線維においても有髄の場合には同様であろう。）仮に式（２．４）をｘについて差分化してみると、１段の伝達関数はz^{-1}の１次式（あるいはその逆数）となり、N段においてはそのN乗となる。その場合でも、１０段程度以上では式（２．６）が十分良い近似となり、２．２．１において導かれた表式が見通しの良い形を与える。

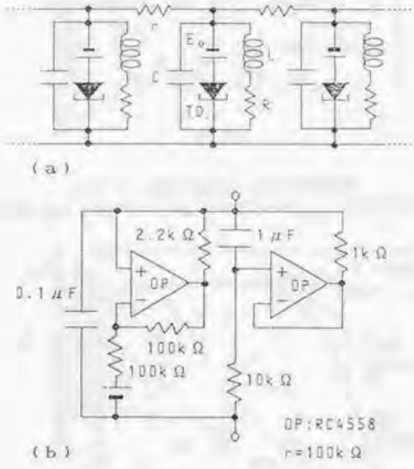


図2.6　南雲の能動線路（ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）およびＯＰアンプによる構成
Fig. 2.6. (a): Nagumo's active line.
(b): Analog circuit for one element with operational amplifiers.

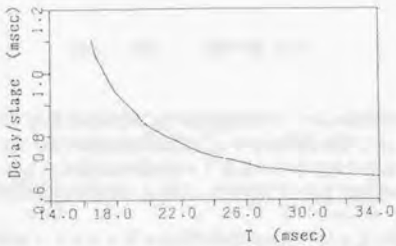


図2.7 南雲の能動線路における分散関係

Fig. 2.7. Dispersion relation on Nagumo's active line.
Propagation delay β per stage vs interspike interval T.

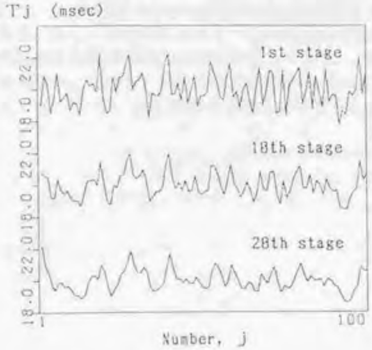


図2.8 間隔系列の変化（南雲の能動線路）

Fig. 2.8. Changes in a sequence of interspike intervals T_j along Nagumo's active line.

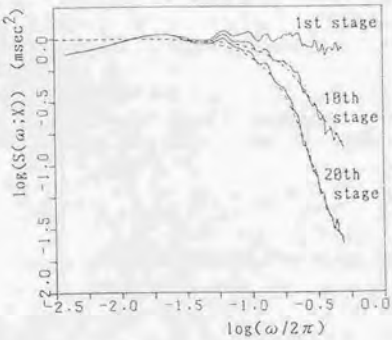


図2.9 間隔系列のパワースペクトル

Fig. 2.9. Power spectra $S(\omega;X)$ of interspike intervals.
Solid lines: estimates from the experimental data.
Dashed lines: linear approximations, eq. (2.7).

２．４　むすび

神経線維上の分散関係によるパルス列の伝搬に伴う変調機能を、パルス間隔系列に対する伝送系として定式化し、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式の線形近似によりその特性を示した。その本質は、式（２.４）の右辺を中央差分型にしたとき２階差分項が出てくることからも分かるように、拡散型効果である。そのため、伝達関数は非有理型（指数型）となり、近似的にＧａｕｓｓ型の周波数特性および相関特性を有する。

そして、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルを用いたシミュレーション、および南雲の能動線路（ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）を用いた電子回路実験において、パワースペクトルおよび系列相関に上で得られた変化が生じることを示した。なお、そこでは、パルスの発生機序とは切り離して考え、Ｇａｕｓｓ分布に従うパルス列を用いたが、間隔系列の２次特性の変化は分布型には依存しないものである。

実際の神経系において神経線維がこのような伝送系として機能するためには、定常状態において式（２.１）が成り立っていること、ある程度大きさの間隔系列の変化を生じ得るために十分な長さを持っていることなどが条件となる。但し、神経系において一般的に見られる間隔分布の広がりに比して、伝搬中に生じる相対不応期内における間隔の変化は小さなものであり、パルス頻度として符号化された信号にはほとんど影響を与えない。しかし、例えば自励発振的なパルス列における揺らぎとか、複数個の入力パルス間のタイミング[72][116]などを考える際には考慮する必要があろう。

第３章　分散関係の非線形性

３．１　まえがき

第２章において、間隔が相対不応期内に分布するようなパルス列の神経線維上の伝搬に伴う変化を、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を線形近似することにより導いた。しかしながら、その線形化方程式は、相対不応期内における局所的近似としかならない。すなわち、その間隔分布が相対不応期内の狭い範囲に分布するようなパルス列のみを対象としていた。

本章では、相対不応期を含むより広い範囲にわたって分布するような間隔系列の変化を近似することを考える。（実際の神経系において見られるパルス列では、その間隔の大きさは相対不応期の大きさに比して大きい場合が普通である。）そして、分散関係の非線形性を考慮にいれたモデルを用いたｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式による解析と、対応するシミュレーション結果について示す。

Ｈｏｄｇｋｉｎ－ＨｕｘｌｅｙモデルやＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおける分散関係（$\theta(T)$）は、モデルのパラメータの値によって、定性的に異なる２つの形を取る[illegible]。１つは、速度（θ）が間隔（Ｔ）の増大と共に単調に孤立パルスの速度（$\theta(\infty)$）へと増加する（あるいはそのように近似できる）場合である。そして、もう１つは、速度が$\theta(\infty)$よりも一旦大きくなる過常期（ｓｕｐｅｒ－ｎｏｒｍａｌ　ｐｅｒｉｏｄ）が存在し、その後、振動的に$\theta(\infty)$へと漸近していく場合である[33]。このことは、モデルの平衡点（神経線維の静止状態）が結節点であるか渦状点であるかによるものである。（すなわち、２次線形系における過減衰と減衰振動とに対応している。）図２.１に示したように、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおいては、温度がパラメータの１つであり、温度が低いときには前者の単調な分散関係と見なせるが、温度が高くなると過常期が顕著となり後者の振動的なものと見なす必要がある。

分散関係が単調増加型である場合には、その傾き（ｄθ／ｄＴ）の符号は常に正であるため、線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（２.４））における係数（$\beta_2=-d(1/\theta)/dT$）も常に正である。そのため、間隔の全域にわたって、間隔系列の変化の定性的な性質は第２章でみたものと同じである。

しかしながら、振動的な分散関係の場合には、Ｔによってβ_2の符号が異なったものとなるため、間隔系列の変化は局所ごとに定性的にも異なったものとなる上、全域的な変化も複雑なものとなる。実際、シミュレーションにより、いくつかの興味深い特性が示されている[illegible]。

このように、分散関係が単調型の場合と振動型の場合とでは、定性的に大きな違いがあるため、本章では、まず、３．２において、単調増加型の分散関係を扱う。そして、分散関係の区分線形モデルにより間隔系列の２次特性の変化を近似し、線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式による結果（２．２．１）との差異を示す。更に、分散関係を指数関数で近似したモデルを用いて、伝搬後の系列の表式と、周期系列とステップ系列の特徴的な変化について示す。

次に、３．３では、振動型の分散関係の場合を考える。そして、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルのシミュレーションにより、分散関係のグラフの傾きの符号の違いによる間隔系列の変化の定性的な相違を示す。更に、区分線形モデルにより、振動的な領域における間隔系列の変化の定性的な表式を導く。

３．２　単調増加型の分散関係

３．２．１　区分線形近似

第2章（２．３．１）において、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙ方程式のシミュレーションによって得られたパルス間隔系列のパワースペクトル（図２.３）は、伝搬距離が増したとき、高周波領域に

おいて線形近似によるものほどの低下を示さない。そこでは示していないが、このずれは、はずれ値的に大きな間隔を持つ系列に対して顕著に見られる。実際の$\beta(T)$（$=1/\theta(T)$）は下に凸であり、パルス間隔：Tが大なるにつれ、線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式における係数：β_0（$=-d\beta(T)/dT$）→0となる。そのため、定性的にいえば、大きな間隔は変化が小さく、スペクトルはそれらの寄与となるレベルで白色に近いまま留まり、それが高周波側から現れてくることになる。

このような線形化モデルからのずれを扱うために、ここでは、$\beta(T)$として、次式のように、ある値：T_-よりもTの大きなところで一定値を取るものとした区分線形モデルを用いる。

$$
\begin{aligned}
\beta(T) &= -\beta_0 T + \beta_0 T_n + \beta_n \qquad (T < T_n + T_-) \\
&= -\beta_0 T_- + \beta_n \qquad (T \geqq T_n + T_-)
\end{aligned}
\tag{3.1}
$$

以下、$T_j(x) \leftarrow T_j(x) - T_n$、$\beta(T) \leftarrow \beta(T) - \beta_n$、$\beta_0 = 1$、$T_- = 1$と規格化して、次式のような$\beta(T)$を考える（図３．１）。

$$
\begin{aligned}
\beta(T) &= -T \qquad (T < 1) \\
&= -1 \qquad (T \geqq 1)
\end{aligned}
\tag{3.2}
$$

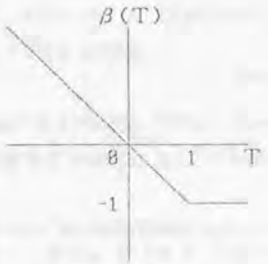


図３．１　β(T)の区分線形近似モデル（飽和型）
Fig. 3.1. Piecewise linear approximation for β(T) (Satulated model)

ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（２．２））において、$\beta(T)$としてこの区分線形関数を用いると、インパルス系列：$\{T_j(0) = (1+a)\delta_{j0}\ (a>0)\}$に対する系の応答：$s_j(X;a)$は、次のように得られる。

$$
s_j(X;a) = 1 + a - X \qquad (X \leqq a,\ j=0)
$$

$$
\begin{aligned}
s_j(X;a) &= 1 - \exp(-X)\sum_{n=0}^{j-1} X^n / n! \\
&= \int_0^X \exp(-y)\, y^{j-1} / (j-1)!\, dy \qquad (X \leqq a,\ j \geqq 1)
\end{aligned}
$$

$$
\begin{aligned}
s_j(X;a) &= \exp(a-X) \cdot \sum_{n=0}^{j} (X-a)^{j-n} / (j-n)!\, s_n(a;a) \\
&= \exp(a-X)\left[(X-a)^j / j! + \int_0^a \exp(-y)(X-a+y)^{j-1} / (j-1)!\, dy\right] \\
&= h_j(X-a) + s_j(X;X) - s_j(X-a;X-a) \qquad (X>a)
\end{aligned}
$$

$$
h_j(X) = \exp(-X)\, X^j / j! \tag{3.3}
$$

まず、簡単のため、伝搬前の入力系列として、$\{T_j(0) = 1 + a\ (j = j_k,\ -\infty < k < \infty;\ \mathrm{prob.}\ p),\ = 0\ (j \neq j_k;\ \mathrm{prob.}\ 1-p)\}$なる２値白色雑音系列を考える。この場合、１＋ａは相対不応期

外に対応し、0は相対不応期内に対応する。$p \ll 1$であるとき（相対不応期外の間隔が少ない場合）には、その伝搬後の出力系列は式（3.4）のようなショットノイズの形で近似できる。そして、そのパワースペクトル: $S(\omega;X,a)$は、式（3.5）で与えられる。

$$T_j(X) \simeq \sum_{-\infty<k<\infty} s_{j-j_k}(X;a) \qquad (3.4)$$

$$\begin{aligned}
&S(\omega;X,a)/\{p(1-p)\}\\
&=\{\exp[2x(\cos(\omega)-1)]+2\exp[x(\cos(\omega)-1)]\cdot\{(a-x)\cos[x\sin(\omega)]-(1+a-x)\cos[\omega+x\sin(\omega)]\}\\
&\quad+(a-x)^2+(1+a-x)^2-2(a-x)(1+a-x)\cos(\omega)\}/[2(1-\cos(\omega))] \qquad (X \leqq a)\\
&=\exp[2X(\cos(\omega)-1)]\cdot\{\exp[-2a(\cos(\omega)-1)]-2\exp[-a(\cos(\omega)-1)]\cos[\omega+a\sin(\omega)]+1\}\\
&\quad/[2(1-\cos(\omega))] \qquad (X>a) \qquad (3.5)
\end{aligned}$$

$\omega=0$、$\omega=\pi$においては、それぞれ、式（3.6）と（3.7）のようになる。$S(\omega;X,0)=[p(1-p)]|G(\omega,X)|^2$であるが、Xを固定したとき、aが大きくなるにつれ、$S(\omega;X,a)$は白色スペクトルに近づくことが分かる。

$$\begin{aligned}
S(\omega;X,a)/S(0;X,a) &\simeq 1-\omega^2 X(1+a+X/2)/(1+a)^2 \qquad (X \leqq a)\\
&\simeq 1-\omega^2(X-a^2/2) \qquad (X>a)\\
&\qquad (\omega \simeq 0,\ X \ll 1) \qquad (3.6)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
S(\pi;X,a)/S(0;X,a) &= \{\exp(-2X)+2(a-X)+1\}^2/4(1+a)^2 \qquad (X \leqq a)\\
&= \exp(-4X)(\exp(2a)+1)^2/4(1+a)^2 \qquad (X>a)\\
&\qquad (3.7)
\end{aligned}$$

Hodgkin－Huxleyモデルにおける間隔系列のパワースペクトルのグラフ（第2章、図2.3）内の点線は、X＝2.1、a＝1.6として式（3.5）によって、シミュレーションによって得られた40cm伝搬後のパワースペクトルを近似したものである。線形近似によるものと比べて、高周波領域におけるパワーの低下が小さく、シミュレーション結果と良い一致を示しているといえる。

次に、より一般的な分布を持つ間隔系列の場合においても、入力系列において1より大きな値を持つものが疎らである場合、すなわち、ほとんどの間隔が相対不応期内に分布している場合には、以下のようにその2次特性を導くことができる。

まず、$\Pr\{T_j(0)>1\} \ll 1$である場合には、$T_j(0)>1$なる間隔同士の相互作用を無視することによって、その出力系列を次式のように近似することができる。

$$\begin{aligned}
&T_j(X) \simeq \sum_{i=0}^{\infty} h_{j-i}(X)\,T_i(0)+\sum_{-\infty<k<\infty} s_{j-j_k}(X;T_{j_k}(0)-1)\\
&T_j(0)>1 \qquad (j=j_l)\\
&\qquad \leqq 1 \qquad (j \neq j_l) \qquad (-\infty<l<\infty) \qquad (3.8)
\end{aligned}$$

これから、更に、入力系列が白色雑音系列である場合（入力系列のパワースペクトル: $S_{ii}(\omega)\sim$ const.）には、入出力系列間のクロススペクトル: $S_{io}(\omega)$、および出力系列のパワースペクトル: $S_{oo}(\omega)$は、次式のように、線形モデル（$H(z;X)$）に補正項（$H'(z;T-1,X)$）を加えた形で近似することができる。

$$S_{io}(\omega) \simeq \int_{-\infty}^{1} H(z;X)\,T^2\,dF(T)+\int_{1}^{\infty} H'(z;T-1,X)\,T\,dF(T)$$

$$S_{oo}(\omega) \simeq \int_{-\infty}^{1} T^2\,|H(z;X)|^2\,dF(T)+\int_{1}^{\infty} |H'(z;T-1,X)|^2\,dF(T)$$

$$H(z;X)=\exp[X(z^{-1}-1)]$$

$$\begin{aligned} H'(z;a,X) &= \sum_{i=0}^{\infty} s_i(X;a)z^{-i} \\ &= \exp[X(z^{-1}-1)]/(1-z)+1+a-X \qquad (X\leqq a) \\ &= \exp[X(z^{-1}-1)]\{1-z\exp[-a(z^{-1}-1)]\}/(1-z) \qquad (X>a) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} |H'(e^{i\omega};a,X)|^2 &= a^2+(1-2X)a+X(X-1) \\ &\quad +(a+1-X)\exp[X(\cos(\omega)-1)]\sin[X\sin(\omega)+\omega/2]/\sin(w/2) \\ &\quad +\{\exp[2X(\cos(\omega)-1)]-2\exp[X(\cos(\omega)-1)]\cos[X\sin(\omega)]+1\} \\ &\qquad /[2(1-\cos(\omega))] \qquad (X\leqq a) \\ &= \exp[2X(\cos(\omega)-1)]/[2(1-\cos(\omega))] \\ &\quad \cdot\{1+\exp[2a(1-\cos(\omega))]-2\exp[a(1-\cos(\omega))]\cos[\omega+a\sin(\omega)]\} \\ &\qquad (X>a) \\ &\qquad (z=e^{i\omega}) \qquad (3.9) \end{aligned}$$

ここで、$F(T)$は、$T_i(0)$の累積分布関数である。
特に、具体的に、$F(T)$として次式のような指数分布型のものを考える。

$$\begin{aligned} F(T;T_0) &= 0 \qquad (T<T_0) \\ &= 1-\exp(T/T_0-1) \qquad (T\geqq T_0) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} E\{T\} &= 0 \\ E\{T^2\} &= T_0^2 \qquad (T_0<0) \qquad (3.10) \end{aligned}$$

入出力系列間のパワーの振幅:$|G(\omega)|^2$ ($=S_{00}(\omega)/S_{ii}(\omega)$)、コヒーレンス:$\gamma(\omega)$ ($=|S_{i0}(\omega)|^2/(S_{ii}(\omega)S_{00}(\omega))$)、および位相:$\angle G(\omega)$ ($=\mathrm{Tan}^{-1}(\mathrm{Im}\{S_{i0}(\omega)\}/\mathrm{Re}\{S_{i0}(\omega)\})$) を、図3.2に示した。図には、$T_0=-0.5$、$-1.0$としたもの、および線形モデルのものの、3つの場合について、$X=1.0$におけるグラフを示してある。ここで、1よりも大きな間隔（飽和部）の割合:$\Pr\{T_i(0)>1;T_0\}$ ($=F(1;T_0)$) は次のようになっている。

$$\begin{aligned} \Pr\{T_i(0)>1;T_0\} &\simeq 0.050 \qquad (T_0=-0.5) \\ &\simeq 0.135 \qquad (T_0=-1.0) \qquad (3.11) \end{aligned}$$

飽和部に分布するものの割合が大きくなり、線形性の度合が小さくなるとき、それぞれのグラフの形に次のように変化が現れることが分かる。

・$|G(\omega)|^2$の高周波領域の平坦化
・$\gamma(\omega)$の高周波側からの低下
・$\angle G(\omega)$の極小点の低周波側への移動

これが良い近似となる例として、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルを用いたシミュレーションにより、間隔分布が3.5msec＋(平均:1.5msecの指数分布)に従う系列（5200個）を、距離:20cm伝搬させた後の変化を図3.3に示した。図には、それを式（3.9）により近似したもの（$X=1.0$、$T_0=-1.2$）、および線形モデルによるもの（式（2.7）で$X=0.65$としたもの）とを示してある。ここで、線形モデルにおけるXの値は、低周波領域においてシミュレーション結果と一致するようにとったが、そうすると高周波領域での$|G(\omega)|^2$および$\angle G(\omega)$の低下が大きくなりすぎている。それに対して、区分線形モデルによるものは、$\gamma(\omega)$の低下も含めて、良い一致を示してい

る。

同様にして、逆に、入力系列において１より小さな値を持つものが疎らである場合（ほとんどの間隔が相対不応期外に分布している場合）の間隔系列の２次特性の変化を近似することもできる。但し、その場合には、当然ながら変化は小さなものに留まる。

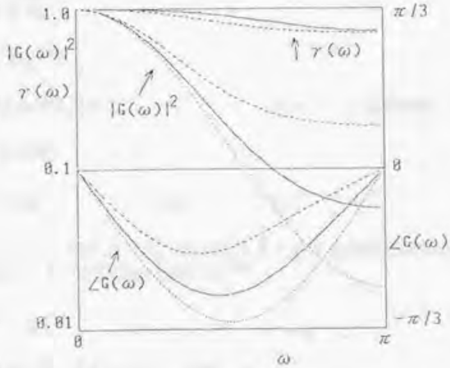


図３．２　入出力系列間のパワーの振幅:|G(ω)|²、コヒーレンス:γ(ω)、および位相:∠G(ω)
飽和型モデル（３．９）（T_2＝－０．５（実線）、T_2＝－１．０（破線））
線形モデル（２．７）（点線）

Fig. 3.2. Gain $|G(\omega)|^2$, coherence $\gamma(\omega)$ and phase $\angle G(\omega)$ of an input and output sequences.
Solid and Dashed lines: a piecewise linear (saturated) model.
Dotted lines: a linear model.

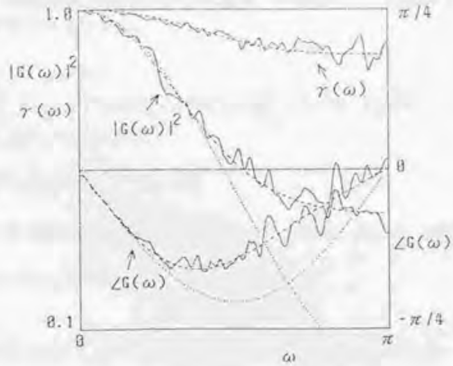


図３．３　入出力系列間のパワーの振幅:|G(ω)|²、コヒーレンス:γ(ω)、および位相:∠G(ω)
Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルによるシミュレーション（実線）
飽和型モデルによる近似（破線），線形モデルによる近似（点線）

Fig. 3.3. Gain $|G(\omega)|^2$, coherence $\gamma(\omega)$ and phase $\angle G(\omega)$ of an input and output sequences.
Solid lines: simulation in the Hodgkin-Huxley model.
Dashed lines: approximations by a piecewise linear (saturated) model.
Dotted lines: approximations by a linear model.

3．2．2　指数関数近似

分散関係（$\beta(T)$）は、平衡状態への緩和過程によるものであるため、一般に、Tについて指数関数的に$\beta(\infty)$に漸近する[12][68]。そこで、ここでは、Tについて全域的に近似するものとして、次のような$\beta(T)$を考える。（但し、Tとβは適当に規格化されているものとし、$T_j(0)$は0の回りに分布しているものとする。）

$$\beta(T)=\exp(-T)-1 \qquad (3.12)$$

このとき、$t_j(x)$および$T_j(x)$についてのｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式は、次のようになる。

$$dt_j(x)/dx=\exp(-t_j(x)+t_{j-1}(x))-1 \qquad (3.13)$$

$$dT_j(x)/dx=\exp(-T_j(x))-\exp(-T_{j-1}(x)) \qquad (3.14)$$

ここで、式（3.13）は、次のように、式（3.15）による変数変換を施せば、式（3.15）のように線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式に帰着する[12]。

$$t'_j(x)=\exp(t_j(x)) \qquad (3.15)$$

$$dt'_j(x)/dx=-t'_j(x)+t'_{j-1}(x) \qquad (3.16)$$

従って、式（3.13）の解は次のように陽に表される。

$$\begin{aligned} t_j(x)&=\log\Big[\sum_{n=0}^{\infty}\exp(-x)x^n/n!\,t'_{j-n}(0)\Big]\\ &=\log\Big[\sum_{n=0}^{\infty}x^n/n!\exp(t_{j-n}(0))\Big]-x \end{aligned} \qquad (3.17)$$

これを用いると、間隔系列に対する入出力の表式、すなわち、入力系列:$\{T_j(0)\}$に対する出力系列:$\{T_j(X)\}$は、次式で与えられる。

$$\begin{aligned} T_j(X)&=t_j(X)-t_{j-1}(X)\\ &=\log\Big\{\Big[\sum_{n=0}^{\infty}X^n/n!\exp(t_{j-n}(0))\Big]/\Big[\sum_{n=0}^{\infty}X^n/n!\exp(t_{j-1-n}(0))\Big]\Big\}\\ &=\log(\Psi_j(X)/\Psi_{j-1}(X)) \end{aligned}$$

$$\Psi_j(X)=\sum_{n=0}^{\infty}X^n/n!\exp\Big(\sum_{l=-\infty}^{j-n}T_l(0)\Big) \qquad (3.18)$$

特に、入力系列がインパルス系列であるときには、$\Psi_j(X)$は、式（3.19）で与えられる。

$$\Psi_j(X)=\exp(X)+[\exp(T_0)-1]\sum_{n=0}^{j}X^n/n!$$

$$\begin{aligned} &=\exp(X) && (j<0)\\ &=[1-\exp(T_0)]\int_0^{X}\exp(X-y)y^j/j!\,dy+\exp(X+T_0) && (j\geqq 0) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} T_j(0)&=T_0 && (j=0)\\ &=0 && (j\neq 0) \end{aligned} \qquad (3.19)$$

また、入力系列が周期系列（周期:N）の場合には、式（3.20）のようになる。

$$\Psi_j(X)=\sum_{n=0}^{N-1}C_n(N;X)\exp\Big(\sum_{l=0}^{j-n\,(\mathrm{mod}\,N)}T_l(0)\Big)$$

$$=\sum_{n=0}^{N-1} C_n(N;X)\exp[\sin((j-n+1)\pi/N)\cdot\sin((j-n)\pi/N)/\sin(\pi/N)]$$

$$C_n(N;X)=\sum_{m=0}^{\infty}[X^{mN+n}/(mN+n)!]$$

$$T_j(0)=\sin(2\pi j/N) \qquad (3.20)$$

ここで、$C_n(N;X)$は、$\exp(X\exp(2\pi i/N))$を用いて表される。このN周期系列において、$X\ll 1$として$o(X)$の項を無視すれば、$T_j(X)$は、次のように近似される。

$$T_j(X)\simeq\sin(2\pi j/N)+X\{\exp[-\sin(2\pi j/N)]-\exp[-\sin(2\pi(j-1)/N)]\} \qquad (3.21)$$

右辺第2項の指数関数の部分は、$\sin(2\pi j/N)$が正のときには値が小さいが、$\sin(2\pi j/N)$が負であるときには大きく変化する。そのため、$T_j(X)$は、もとの正弦波形が負の側で歪んだ形の、鋸歯型の波形になる。このような波形の変化は、$\beta(T)$のグラフが下に凸であるため、小さい間隔ほど振幅の減衰及び位相の遅れが大きくなることの現れである。一方、式（３．２０）において、$T_j(X)=|G(2\pi/N:X)|\sin(2\pi j/N+\angle G(2\pi/N:X))$とすれば分かるように、伝搬距離が大きく振幅が十分減衰した後（$X(1-\cos(2\pi/N))\gg 1$）においては、再び正弦波形に漸近する。

ところで、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（２．１））は、$\beta(T)\sim 1/T$として連続化することによって、近似的にＢｕｒｇｅｒｓ方程式に帰着する[98][147]。ここでの周期系列の変化は、定性的にはＢｕｒｇｅｒｓ方程式の周期解の変化と同じものである。

図３．４は、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおいて、刺激電流パルスの間隔系列を、$5+2\sin(2\pi j/N)$msec （$N=8$、$j=0,1\cdots$）なる８周期系列としたときのシミュレーション結果である。図のように、正弦波形には伝搬につれて歪みが生じる。このような系列の変化は、式（３．２０）と良く一致する。（２つのグラフは、目で見る上では、ほとんど重なっている。）

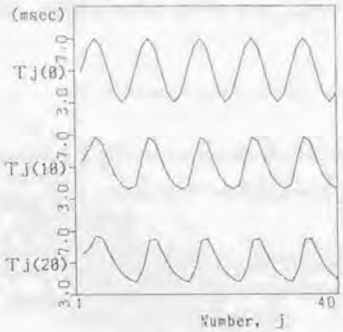


図３．４　周期系列の伝搬に伴う変化（Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル）
Fig. 3.4. Changes in a sinusoidal sequence of interspike intervals during propagation in the Hodgkin-Huxley model.

更に、入力系列をステップ系列とした場合には、間隔系列は、伝搬に伴って次のような定常系列へと漸近することが分かる。

$$T_j(X)=T_1+\log\{[\exp(\omega j-\kappa X)+1]/[\exp(\omega(j-1)-\kappa X)+1]\}$$
$$=-\log\{\exp(-T_1)+[\exp(-T_2)-\exp(-T_1)]/[1+\exp(\kappa X-\omega j)]\}$$

$$\omega=T_2-T_1$$

$$\kappa=-\exp(-T_2)+\exp(-T_1)$$

$$T_j(0)=T_1\quad(-\infty<j\leqq 0)$$
$$=T_2\quad(0<j<\infty)\qquad(T_2>T_1)\tag{3.22}$$

この系列は、次のような漸近値を持つ。

$$T_j(X)\to T_1\quad(j\to-\infty,\ \mathrm{or}\ \ X\to\infty)$$
$$\to T_2\quad(j\to\infty,\ \mathrm{or}\ \ X\to-\infty)\tag{3.23}$$

すなわち、２つの異なる値（T_1、T_2）の等間隔系列を滑らかに連結した形のものとなっている。更に、系列は$\kappa X-\omega j$のみの関数で表されるため、伝搬に伴って、間隔の変化するｊの位置が次式のような郡速度で系列内を移動するだけであり、その形は不変に保たれることが分かる。

$$dj/dx=\kappa/\omega$$
$$=[\exp(-T_2)+\exp(-T_1)]/(T_2-T_1)\tag{3.24}$$

図３.５に、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルを用いた計算機シミュレーション結果を示す（分散関係は図６.５と同じ）。伝搬によっても、間隔の値が変化する縁（エッジ）付近の形は一定に保たれていることが分かる。線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式によれば、縁は伝搬につれて滑らかになり、$x\to\infty$における定常系列は存在しない。すなわち、この形の定常系列は、分散関係の非線形性によって生じるものである。（一般に、分散関係が下に凸の形の場合には存在すると考えられる。）

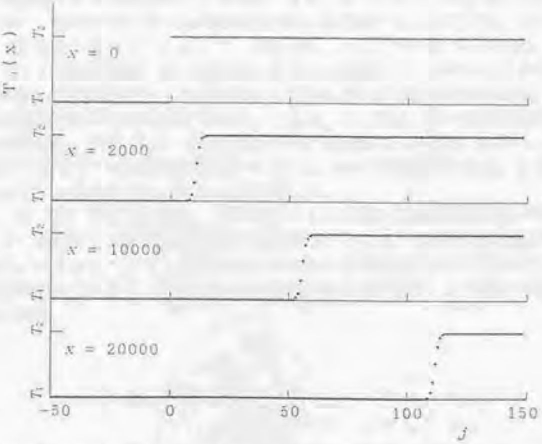


図３.５　ステップ系列の伝搬に伴う変化（ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）
Fig. 3.5. Changes in a step sequence of interspike intervals during propagation in the FitzHugh-Nagumo model. (T_1=250, T_2=300)

３．３　振動的な分散関係

３．３．１ シミュレーション

Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおいては、温度が高い場合には過常期（ｓｕｐｅｒ－ｎｏｒｍａｌ　ｐｅｒｉｏｄ）が顕著なものとなり、その分散関係のグラフは、相対不応期に続いて、$T\to\infty$において振動的に$\beta(\infty)$に漸近する。ここでは、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおいて、温度の高い場合（２６℃）における分散関係を用いたシミュレーション結果を示す。この場合、$\beta(T)$（$=1/\theta(T)$）のグラフは図３．６のようになり、4msec＜Ｔ＜７msecの区間において、$d\beta/dT>0$となっている。

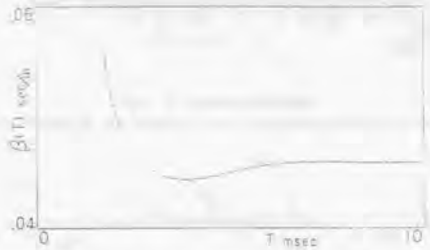


図3.6　Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおける分散関係（温度:２６℃）
Fig. 3.6. Dispersion relation in the Hodgkin-Huxley model at 26 ℃.

ここでは、等間隔パルス列が安定である領域（$d\beta/dT<0$）、および、不安定である領域（$d\beta/dT>0$）、それぞれにおける間隔系列の変化を比較することにする。そのため、初期間隔系列:$\{T_j(0)\}$（$1\leqq j\leqq 5000$）として、それぞれ、（１）:$U(2.0,4.0)$（安定領域）、（２）:$U(4.0,6.0)$（不安定領域）の一様分布に従うものを用いて、ｘについて５０cmの距離を伝搬させた。（５０cmという実際のヤリイカの軸索としては大きすぎる値を用いたのは、伝搬距離が大きいほど間隔系列の変化が顕著になるためである。）なお、ここでは、同一の標本系列から平均値だけをずらしたものを用いた。図３．７に、伝搬前後の系列（先頭の５００個）を示す。図３．８は、伝搬に伴う、標準偏差:$r_2(x)^{1/2}$と系列相関係数:$\rho_1(x)$、$\rho_2(x)$の変化である。また、図３．９には、伝搬前後におけるパワースペクトル:$S(\omega;x)$を示した。

第2章（２．２．３）で見たように、安定領域（１）においては間隔系列の平滑化が起こり、一方、不安定領域（２）においては変動は振動的に増大する。そして、系列相関に特徴的な変化が生じていることが分かる。シミュレーションで用いた５０cmという伝搬距離はやや現実的ではないが、分散関係のグラフの傾きがより大きく、またパルス速度がより小さいほど、より短い長さで同じ程度の変化が現れることになる。

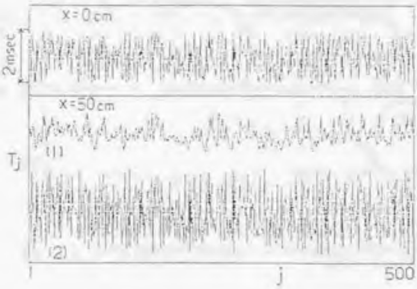


図3.7　伝搬前後の間隔系列
Fig. 3.7. Interspike intervals of a spike train befor and after propagation.

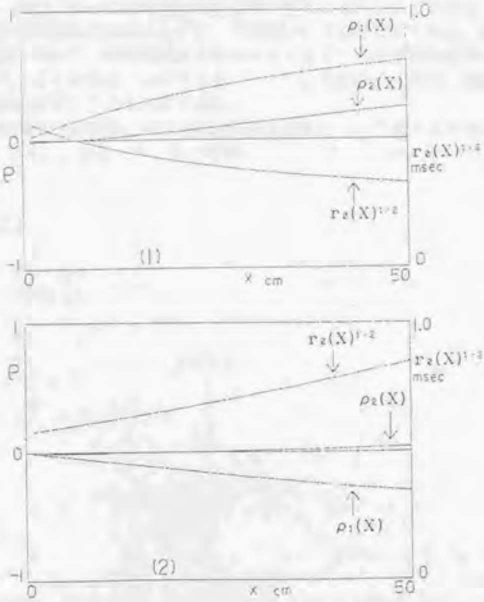


図3.8　標準偏差: $r(x)^{1/2}$ および系列相関係数: $\rho_k(x)$ の変化
Fig. 3.8. Changes in the standard deviation $r(x)^{1/2}$ and serial correlation coeffecients $\rho_k(x)$ of interspike intervals.

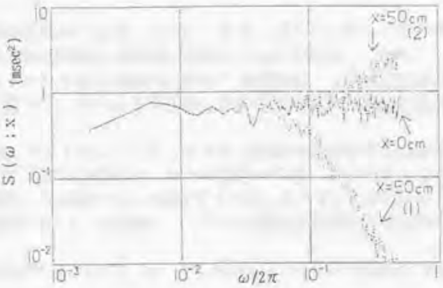


図3.9　間隔系列のパワースペクトル（$S(\omega;x)$）の変化
Fig. 3.9. Power spectra $S(\omega;x)$ of interspike intervals.

3．3．2　分散関係の区分線形近似

振動的な分散関係の場合に興味有ることは、間隔系列が広く分布している場合には、安定な平衡点が複数個存在するため、伝搬に伴って各間隔は異なる値に漸近して行くことである。すなわち、$x\to\infty$において、間隔系列は等間隔系列とはならずに、'多値系列'となることである。実際、シミュレーションにより、その過程において、間隔系列の分布が$d\beta/dT<0$なる不安定領域を境にして２峰化あるいは多峰化して行くことを見ることができる[15][33]。そのため、系は、連続値を取る系列（信号）を'離散化'する機能を有しているわけである。

ここでは、このような振動的な領域における間隔系列の変化について調べるために、次式のような$\beta(T)$を考える（図3.10）。なお、３．２と同様に、ここでも、T および$\beta(T)$は適当に規格化されているものとする。

$$\beta(T)=-T+\mathrm{sgn}(T)$$

$$\mathrm{sgn}(T)=-1 \quad (T<0)$$
$$=1 \quad (T\geqq 0) \qquad (3.25)$$

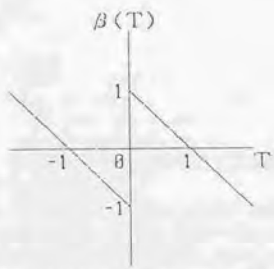


図3.10　$\beta(T)$の区分線形近似モデル（振動型）
Fig. 3.10. Piecewise linear approximation for $\beta(T)$ (Oscillatory model)

この$\beta(T)$は、振動的な領域の１周期において、$d\beta/dT>0$なる不安定領域を無視して、その両側の$d\beta/dT<0$なる安定領域を不連続に連結したものである。このモデルは、やや非現実的なものであるが、$d\beta/dT>0$である領域内に分布する間隔は、一般的には速やかに$d\beta/dT<0$なる領域へと移動する。従って、そのように変化した後の系列を入力系列と見なして、以下の議論を適用することができる。

ここで、$\{T_j(0)\}$が、$|T_j(0)|\leqq 2$として$T=0$の回りに分布する場合を考える。各$T_j(X)$の符号の正負は伝搬に対して不変であるので、$X\to\infty$においては、単に、$T=0$を閾値として２値化したものとなる。（極限値は、$T_j(\infty)=b+\mathrm{sgn}(T_j(0))$, $b=E\{T_j(0)\}-Pr\{T_j(0)\geqq 0\}+Pr\{T_j(0)<0\}$ となる。）この場合、$T_j(X)$の表式は次式のように得られる。

$$
\begin{aligned}
T_j(X)&=\sum_{k=-\infty}^{j} h_{j-k}(X)T_k(0)+\sum_{k=-\infty}^{j} u_{j-k}(X)\{\mathrm{sgn}(T_k(0))-\mathrm{sgn}(T_{k-1}(0))\}\\
&=\sum_{k=-\infty}^{j} h_{j-k}(X)T_k(0)+\sum_{k=-\infty}^{j} u'_{j-k}(X)\mathrm{sgn}(T_k(0))
\end{aligned}
$$

$$h_j(X)=\exp(-X)X^j/j!$$

$$
\begin{aligned}
u_j(X)&=0 && (j<0)\\
&=1-\Sigma\ h_k(X) && (j\geqq 0)
\end{aligned}
$$

$$u'_j(X)=u_j(X)-u_{j-1}(X)$$

$$
\begin{aligned}
&=0 && (j<0)\\
&=1-\exp(-X) && (j=0)\\
&=-\exp(-X)X^j/j! && (j\geqq 1)
\end{aligned}
\qquad (3.26)
$$

これより、入出力系列間のクロススペクトル:$S_{io}(\omega)$、出力系列のパワースペクトル:$S_{oo}(\omega)$は、次式のように表される。

$$
\begin{aligned}
S_{io}(\omega)&=H(z;X)S_{ii}(\omega)+U(z;X)S_{is}(\omega)\\
&=\exp[X(z^{-1}-1)](S_{ii}(\omega)-S_{is}(\omega))+S_{is}(\omega)
\end{aligned}
$$

$$
\begin{aligned}
S_{oo}(\omega)&=|H(z;X)|^2S_{ii}(\omega)+2\mathrm{Re}\{H(z;X)U(z^{-1};X)\}S_{is}(\omega)+|U(z;X)|^2S_{ss}(\omega)\\
&=(S_{ii}(\omega)-2S_{is}(\omega)+S_{ss}(\omega))\exp[2X(\cos(\omega)-1)]\\
&\quad+2(S_{is}(\omega)-S_{ss}(\omega))\exp[X(\cos(\omega)-1)]\cos(X\sin(\omega))+S_{ss}(\omega)
\end{aligned}
$$

$$H(z;X)=\exp[X(z^{-1}-1)]$$

$$
\begin{aligned}
U(z;X)&=\sum_{j=0}^{\infty} u'_j(X)z^{-j}\\
&=1-\exp[X(z^{-1}-1)]
\end{aligned}
$$

$$z=e^{i\omega} \qquad (3.27)$$

ここで、$S_{ii}(\omega)$と$S_{ss}(\omega)$は、それぞれ、$T_j(0)$と$\mathrm{sgn}(T_j(0))$のパワースペクトル、また、$S_{is}(\omega)$はそれらのクロススペクトルである。

特に、$T_j(0)$が$\{T_-,\ T_+\}$（$-2<T_-<0$, $0<T_+<2$）なる値をとる２値系列である場合には、$S_{ss}(\omega)=S_{ii}(\omega)/\sigma^2$、$S_{is}(\omega)=S_{ii}(\omega)/\sigma$、（$\sigma=(T_+-T_-)/2$）である。従って、コヒーレンス:$\gamma(\omega)=1$であり、振幅:$|G(\omega)|^2$および位相:$\angle G(\omega)$は次式のようになる。

$$|G(\omega)|^2=(1-1/\sigma)^2\exp[2X(\cos(\omega)-1)]+2(1/\sigma-1/\sigma^2)\exp[X(\cos(\omega)-1)]\cos(X\sin(\omega))+1/\sigma^2$$

$$\angle G(\omega)=\mathrm{Tan}^{-1}\{-(\sigma-1)\exp[X(\cos(\omega)-1)]\sin(X\sin(\omega)) \,/\, [1+(\sigma-1)\exp[X(\cos(\omega)-1)]\cos(X\sin(\omega))]\} \tag{3.28}$$

ここでは、$|G(\omega)|^2$を図３.１１に示した。$\sigma=0.5$，1.5の２通りの場合について、それぞれ、$X=0.5$，5.0，50.0における、３つのグラフを示してある。

式（３.２８）と合わせて見ると、次のようなことが分かる。$X=0$のときは$|G(\omega)|^2=1$であり、$X\to\infty$において$|G(\omega)|^2=1/\sigma^2$（$\omega\neq0$）となる。このとき、$\exp[X(\cos(\omega)-1)]$の項によって、Xの増加に伴い、$|G(\omega)|^2$は高周波側から速やかに$1/\sigma^2$に漸近するものとなる。そのため、系は、$\sigma<1$のとき高域増加型、$\sigma>1$のとき低域通過型の特性を持つ。

また、$X\simeq1$のときは$|G(\omega)|^2$のグラフは単調であるが、Xが増加するにつれ、$\cos(X\sin(\omega))$の項によって振動的になる。（$\omega\simeq n\pi/X$において、極大点と極小点が交互に現れる。）この原点近傍の振動は、$X\to\infty$においても、$\omega=0$における$|G(\omega)|^2$の不連続性のために$\omega\simeq0$において一様収束せずに、$2/\sigma^2-2/\sigma+1$の回りに$|2/\sigma-2/\sigma^2|$の大きさの振幅を持つ。すなわち、どんなに大きなXに対しても、十分小さなω（$\omega\simeq1/X$）において有限の大きさの振幅が残るものとなる。

なお、$T_i(0)$が一般の分布に従う場合でも、系列が無相関である場合には、S_{11}、S_{22}、S_{12}～const.であるので、上と同様な特性が得られる。（但し、その場合、$\gamma(\omega)$も変化する。）また、平均が０であるＧａｕｓｓ分布に従う場合には、逆正弦則により、相関を有する系列に対する表式も得られる。

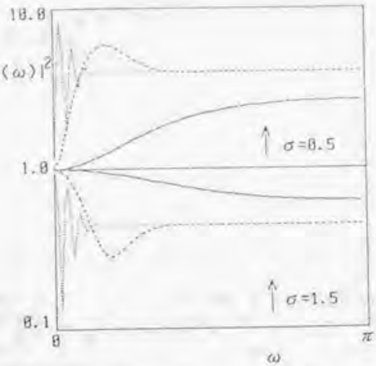


図３.１１　振動型モデルの振幅特性:$|G(\omega)|^2$（式（３.２８））
$X=0.5$（実線），$X=5.0$（破線），$X=50.0$（点線）
上側の３つが$\sigma=0.5$の場合，下側の３つが$\sigma=1.5$の場合
Fig. 3.11. Gain $|G(\omega)|^2$ of an input and output sequences.
Upper panel: $\sigma=0.5$, Lower panel: $\sigma=1.5$

３．４　むすび

神経線維上のパルス列の伝搬に伴う間隔系列の変化における、分散関係のグラフの非線形性の影響について調べた。

始めに、単調な分散関係の場合において、パルス間隔が相対不応期に比較して広く分布しているようなパルス列の変化について、分散関係を区分線形化した飽和型モデルと、指数関数で近似したモデルを用いて解析を行った。区分線形近似から導かれた入出力系列間の伝達特性は、線形近似によるもの（第２章）と比較して、振幅が高周波側から平坦化すること、位相の極小点が低周波側へ移動すること、またコヒーレンスが高周波側から低下すること、などの特徴を持つ。そして、それらは、パルス間隔が指数分布に従う場合のＨｏｄｇｋｉｎ−Ｈｕｘｌｅｙモデルのシミュレーション結果を良く近似できることを示した。更に指数関数近似により、周期系列の形が鋸歯形に歪むこと、また、ステップ系列はその縁の形が不変に保たれた定常系列に変化することなどを見た。

次に、過常期により生じる振動的な形を持つ分散関係の場合において、まず、Ｈｏｄｇｋｉｎ−Ｈｕｘｌｅｙモデルによるシミュレーションにより、分散関係のグラフの傾きの符号の違いによる、間隔系列の変化の定性的な相違について見た。そして、分散関係の傾きが負である領域に分布する間隔系列は、伝搬に連れた変動が増大し負の相関を持つように変化することを示した。また、区分線形近似モデルにより、ランダムな間隔系列が２値系列へと変化する過程における２次特性の表式を近似し、パワースペクトルには伝搬に伴い特徴的な振動が生じることを示した。

第４章　順応型変数

４．１　まえがき

第2章および第3章で見たように、神経線維のモデルであるＨｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルや FｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいては、パルス列の伝搬軌跡（$t_j(x)$）は、次のようなｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式により良く近似される[55][117]。

$$dt_j(x)/dx = 1/\theta(t_j(x) - t_{j-1}(x))$$

　$t_j(x)$：ｊ番目のパルスのｘにおける通過時刻
　x：神経線維上の位置座標（$0 \leqq x \leqq X$）　　(4.1)

このｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式は、個々のパルスの伝搬速度は１つ前の先行パルスとの間隔のみにより定まる、としたものであり、

(Ｉ)パルス速度はその時点の膜の回復状態（例えば電位の値）により定まる。
(II)パルス通過後の膜の回復過程は個々のパルスによらず同一である。

という２つの仮定に基づいていた[119]。
ところで、Ｈｏｄｇｋｉｎ－ＨｕｘｌｅｙモデルやＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルは、神経細胞において広く見られる順応現象やバースティング現象などを記述することが（少なくとも空間固定の場合には）できない。これらの現象を説明するには、膜の回復変数に比して時定数の大きな、膜に蓄積的変化を及ぼす変数（順応変数[20]）をモデルに導入する必要がある[12][60][67][86][112][135][140]。神経線維においても、軸索外間隙でのカリウムイオン蓄積効果は良く知られている[2][21][75]。また、時定数の異なるカリウムチャンネルの存在[28][34][57]や、カルシウムイオン濃度のイオンチャンネルおよびイオンポンプへの影響[167]なども調べられている。
このような順応型の遅い変数による蓄積的変化は、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を導く仮定(II)を破綻させるものとなる。そのため、パルス列の伝搬において、その影響がどのように現れるかは興味あるところである。
そこで、本章では、神経線維上のパルス列の伝搬における遅い変数の影響について、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルに基づく電子回路モデルを用いて調べる。まず、４．２で、間隔系列の変化を記述する、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を一般化した微分方程式モデル（パルスの伝搬方程式）について述べる。次に、４．３で、遅い変数を付加したＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル（３変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）の構成と、その特性（分散関係、伝達関数、ケプストラムなど）についての実験結果を示す。そして、４．４において、モデルの近似解に基づいて、得られた特性の近似およびその定性的な説明を与える。

４．２　パルスの伝搬方程式

ここでも、パルス列の伝搬に伴う変化を、その間隔系列：$\{T_j(x)\}$（$= t_j(x) - t(x)_{j-1}$）に対して、伝搬前の系列（$\{T_j(0)\}$）を入力、伝搬後の系列（$\{T_j(X)\}$）を出力とする、離散的な信号に対する系と考える。ここで、パルスの消滅は考えないので、伝搬前後で各間隔は１対１に対応している。このような系の伝達関数：$H(z;X)$は、伝搬距離：Ｘを連続なパラメータとして次のような性質を持つものとなる。

$$H(z;X_1+X_2)=H(z;X_1)H(z;X_2) \qquad (4.2)$$

従って、間隔系列の変化は、系の線形性を仮定するならば、次の微分方程式モデルで記述され、その伝達関数は指数関数型となる[42]。

$$dT_j(x)/dx=\sum_{n=0}^{\infty} \alpha_n T_{j-n}(x) \qquad (0 \leqq x \leqq X) \qquad (4.3)$$

$$H(z;X)=\exp(X\sum_{n=0}^{\infty} \alpha_n z^{-n}) \qquad (4.4)$$

ここで、係数（α_n）は、Xに依らない形の本質的なパラメータであり、T_j とT_{j-n}（n個前の間隔）との見かけの相互作用の大きさを表す。また、それは、単位距離当たりの系のケプストラム:$c_n(X)$[1][27]に対応する。

$$\alpha_n = c_n(X)/X$$

$$c_n(X)=1/(2\pi i)\oint_C \log H(z;X) z^{n-1} dz \qquad (4.5)$$

式（4.3）は、全ての先行パルスとの相互作用を含む形にｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を拡張した、パルスの伝搬方程式である（線形伝搬方程式）。

第2章で用いた線形ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（2.4））においては、次のようになっていた。

$$\alpha_2=-\alpha_1=-\beta_2 \simeq d[1/\theta(E\{T_j\})]/dT$$

$$\alpha_n=0 \qquad (n \geqq 2) \qquad (4.6)$$

すなわち、相互作用は１つ前のパルス間隔との間にのみ存在するものと見なされる。それに対して、順応型変数を持つ場合には、その蓄積効果により、$\alpha_n \neq 0$（$n \geqq 2$）となること、すなわち、２つ以上前の間隔との相互作用を持つ形となることが予想される。

なお、パルスの線形伝搬方程式（式（4.3））の伝達特性といくつかの具体例については、付4．3に示す。

４．３　３変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル

４．３．１　モデルの構成

ここでは、パルス列伝搬における順応型変数の影響を調べるために、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいて、ｗと同型の変数:ｚを付加した、次のようなモデルを考える（３変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）。

$$\partial v/\partial t=\partial^2 v/\partial x^2+f(v)-w+kz$$

$$\partial w/\partial t=\varepsilon(v-\gamma w)$$

$$\partial z/\partial t=\delta(v-\eta z)$$

$$f(v)=-v(v-a)(v-1) \quad (0<a<1)$$

$$(0<\delta \ll \varepsilon \ll 1) \qquad (4.7)$$

$\delta \ll \varepsilon$とすることにより、zは順応型の遅い変数と見なされる。これは、順応変数を考慮したものとしては、最も簡単なモデルと考えられる。（なお、このモデルの空間固定の場合については、バースト型のカオス解を持つことなどが知られている[17][137][140][148]。）

ここで、zはvに対して、k＜0のとき負のフィードバック効果を、k＞0のとき正のフィードバック効果を持つ。従って、その影響は、kの符号により定性的に異なる。それぞれに対応する電子回路モデルは、図4.1（a）（b）のように、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル（南雲の能動線路）にインダクタまたはコンデンサを並列に付加したものとなる。

この3変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルは、同図に示したＯＰアンプを用いた等価回路によって構成できる[41][68]。その回路方程式とここで用いた素子値は、次の通りである。

[負のフィードバック型]

$$C_1 dv_k/dt=(v_{k+1}-2v_k+v_{k-1})/r+g(v_k)-(1/R_3+1/R_5)v_k \\ -(1-R_3/R_4)w_k-(1-R_5/R_6)z_k$$

$$L\,dw_k/dt=v_k-R_3 w_k \qquad (L=C_2R_3R_4)$$

$$L'\,dz_k/dt=v_k-R'z_k \qquad (L'=C_3R_5R_6,\ R'=R_5)$$

[正のフィードバック型]

$$C_1 dv_k/dt=(v_{k+1}-2v_k+v_{k-1})/r+g(v_k)-(1/R_3+1/R_7)v_k \\ -(1-R_3/R_4)w_k+z_k/R_7$$

$$L\,dw_k/dt=v_k-R_3 w_k \qquad (L=C_2R_3R_4)$$

$$C'R'\,dz_k/dt=v_k-z_k \qquad (C'=C_4,\ R'=R_7) \qquad (4.8)$$

$r=20\mathrm{k\Omega}$
$C_1=0.1\mu F$
$C_2=1\mu F$ $\quad R_3=1\mathrm{k\Omega}$ $\quad R_4=10\mathrm{k\Omega}$
$C_3=0.5\mu F$ $\quad R_5=0.1\mathrm{k\Omega}$ $\quad R_6=1\mathrm{M\Omega}$
$C_4=10\mu F$ $\quad R_7=6.2\mathrm{k\Omega}$
ＯＰアンプ:ＲＣ４５５８

ここで、g(v)は、3次関数の近似として、次式のような折れ線関数を用いている。

$$\begin{aligned} g(v+V_H) &= (V_c-v)/R_1 && (v \geqq V_c/2) \\ &= v/R_1 && (|v|<V_c/2) \\ &= (-V_c-v)/R_1 && (v \leqq -V_c/2) \end{aligned} \qquad (4.9)$$

$R_1=2.2\mathrm{k\Omega}$ $\quad R_2=100\mathrm{k\Omega}$ $\quad V_c=12V$

V_Hの値は、回路が単安定となるように次のように設定した。

$V_H=9.1V$ （負のフィードバック型）
$V_H=3.9V$ （正のフィードバック型）

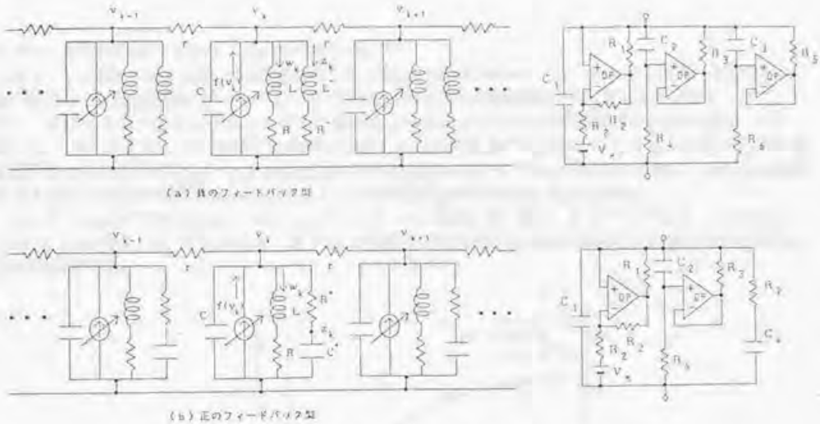


図4.1 3変数FitzHugh－Nagumoモデルの電子回路による構成

Fig. 4.1. Three-dimensional FitzHugh-Nagumo model and analog circuit with operational amplifiers for one stage.
(a): negative feedback type, (b): positive feedback type.

この等価回路により20段の線路を構成し、2つの型の3変数FitzHugh－Nagumoモデルにおけるパルス列の伝搬特性について実験を行った。なお、比較のために、FitzHugh－Nagumoモデル（図4.1（a）（b）に共通な部分）におけるパルス列の伝搬特性を、付4．1に示す。

また、式（4.7）のパラメータの値は、実験回路では次のようになる。（但し、f(v)は折れ線関数で近似しているため、aの値にはその傾きを示してある。（4．4および付4．2で用いる。））

$a\ (=-df(0)/dv)=0.55 \quad k=-1$
$\varepsilon=9\times10^{-3} \quad \gamma=1.1$
$\delta=2\times10^{-3} \quad \eta=0.1$ （負のフィードバック型）

$a\ (=-df(0)/dv)=0.72 \quad k=1$
$\varepsilon=9\times10^{-3} \quad \gamma=1.1$
$\delta=2.6\times10^{-2} \quad \eta=6.3$ （正のフィードバック型）

4．3．2 負のフィードバック型モデルの特性

まず、負のフィードバック型モデル（$k<0$）の特性ついて、図4.1（a）の等価回路を用いて調べた結果を示す[44]。

周期系列における分散関係：θ(T)（ここでは、1msec当たりの伝搬段数とする）を、図4.2（実線）に示す。これは、回路の1段目に周期的電流刺激を与えて、定常状態になった後のパルスの伝搬時間を測定することによって得たものである。FitzHugh－Nagumoモデルのもの（図4.A1）に比して、周期：T→∞における$\theta(\infty)$への漸近が緩やかであり、相対不応期（θ(T)<

$\theta(\infty)$）の期間がより大きなものとなっている。

図4．3（実線）は、正規白色雑音系列:{$T_j(0)$}~N(６０msec，（１０msec)^2)を用いて得た、１００段当たりの伝達関数:$G(e^{j\omega};100)$である（２０段の回路を５回伝搬させたもの）。ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおける$\omega=\pi/2$について対称的な形のもの（図4．A２，式（4．A３））と比して、高周波側を引き延ばしたように歪んだものとなっている。なお、この場合、伝搬前後の間隔系列のコヒーレンスの値は全ての周波数にわたって０．９９以上であり、この歪みは第３章で見たような分散関係の非線形性によって生じたものではないと考えられる。

そして、そのケプストラム:$c_n(100)$（$=\alpha_n\times100$）は、図4．4のようになる。これから、$\alpha_n>0$（$n=2, 3, 4$）であり、式（4．3）における２つ以上前のパルスとの直接の相互作用の存在が示される。

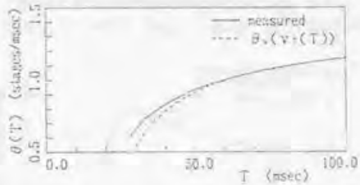


図4．2　分散関係（負のフィードバック型）
Fig. 4.2. Dispersion relation in the negative feedback model.
Number θ of stages per msec vs interspike interval T.

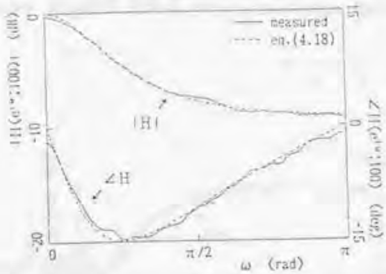


図4．3　間隔系列の伝達関数（負のフィードバック型）
Fig. 4.3. Transfer function $H(e^{j\omega}; 100)$ of interspike intervals in the negative feedback model.
Gain |H| and phase ∠H vs normalized angular frequency ω.

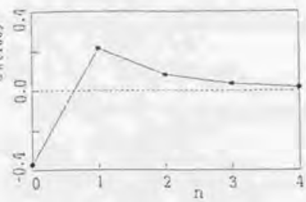


図4．4　系のケプストラム（負のフィードバック型）
Fig. 4.4. Cepstrum $c_n(100)$ of interspike intervals in the negative feedback model.

4．3．2　正のフィードバック型モデルの特性

次に、正のフィードバック型モデル（k＞０）の特性ついて、図４．１（ｂ）の等価回路を用いて調べた結果を示す。

分散関係を図４.５（実線）に示す。Ｔ＝３５msecに極大を持つ過常期（ｓｕｐｅｒ－ｎｏｒｍａｌ ｐｅｒｉｏｄ）[25][153]（孤立パルスよりも速度の大きい期間）が生じる。このような単一のピークを持つ形のものは、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいても見られる振動的な分散関係[33][119]とは異なる。

図４.６に、過常期における間隔系列の伝達関数を示す。実線が、正規白色雑音系列:$\{T_i(0)\}$～N(６０msec，(１０msec)^2)を用いて得た、２００段当たり（２０段×１０回）の伝達関数である。高域増加かつ位相進み型となることは、$d\theta/dT<0$であるため、式（４.６）から$\alpha_2>0$となることによるが、負のフィードバック型のものと同様な歪みが見られる。

また、そのケプストラムは、図４.７のようになる。これも、負のフィードバック型のものと正負が反転した型になる。

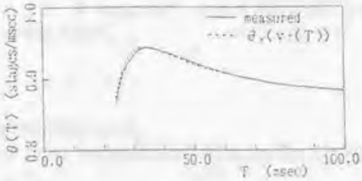


図４.５　分散関係（正のフィードバック型）
Fig. 4.5. Dispersion relation θ(T) in the positive feedback model.

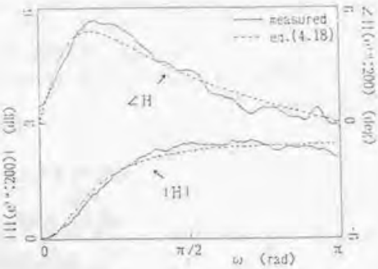


図４.６　間隔系列の伝達関数（正のフィードバック型）
Fig. 4.6. Transfer function $H(e^{j\omega}; 200)$ of interspike intervals in the positive feedback model.

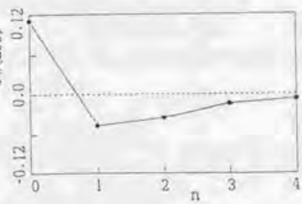


図４.７　系のケプストラム（正のフィードバック型）
Fig. 4.7. Cepstrum $c_n(200)$ of interspike intervals in the positive feedback model.

４．４　分散関係と伝達関数

４．４．１　パルスの伝搬方程式

3変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル（$\delta \ll \varepsilon \ll 1$）のパルス軌跡は、遅い変数:ｚをパラメータと見なすことにより、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルと同様に、(v,w)平面上においてとらえることができる（付4.2、図4.A3）。ｚの値の変化により、ｄｖ／ｄｔ＝０のグラフの移動に伴い、平衡点（ｄｖ／ｄｔ＝０とｄｗ／ｄｔ＝０の交点）の位置が移動する。しかし、それが系が単安定性を保つ範囲内（ｄｖ／ｄｔ＝０の極小点の左近傍）にあるならば、パルス速度は、その通過時（立ち上がり時）における(v,w)のｄｖ／ｄｔ＝０上の位置のみにより定まるものと近似される[63][34]（ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル（ｚ≡０）では、立ち上がり時の違いによるパルス軌跡の差異が無視できることから、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式が良く成り立つわけである）。３変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいては、ｄｖ／ｄｔ＝０のグラフはｚの変化によりｗ軸方向に上下するだけであるので、次式のように、パルス速度を定めるものはパルス通過時におけるｖの値として良い（パルスの伝搬方程式）。

$$dt_j(x)/dx = 1/\theta_v(v(x, t_j(x))) \qquad (4.10)$$

$\theta_v(v)$は、ｖについての単調増加関数である。

ここで、$v(x, t_j)$は、$\delta \ll \varepsilon \ll 1$であることから、次のような２つの指数関数の和として近似的に表すことができる（付４．２）。

$$v(x, t_j) = m_w \sum_{n=1}^{\infty} \exp(-(t_j - t_{j-n})/\tau_w) + m_z \sum_{n=1}^{\infty} \exp(-(t_j - t_{j-n})/\tau_z)$$

$$m_w = -\varepsilon \tau_w [\exp(T_p/\tau_w) - 1]/a \cdot [1 - \delta/(1/\tau_w - 1/\tau_z)]$$

$$m_z = \delta k/(a + 1/\gamma)\{\tau_z[\exp(T_p/\tau_z) - 1] - \varepsilon \tau_w [\exp(T_p/\tau_w) - 1]/[a(1/\tau_w - 1/\tau_z)]\}$$

$$\tau_w = 1/[\varepsilon(1/a + \gamma)]$$

$$\tau_z = 1/[\delta(-k/(a + 1/\gamma) + \eta)]$$

$$(\tau_w \sim O(1/\varepsilon) \ll \tau_z \sim O(1/\delta))$$

$$(|m_w| \sim O(\varepsilon) \gg |m_z| \sim O(\delta))$$

$m_z < m_w < 0$　（負のフィードバック型）

$m_w < 0 < m_z$　（正のフィードバック型）　(4.11)

T_pはパルス幅である。実験回路において、m_wとm_zおよびτ_wとτ_zの値は、次のようになる（T_pの値は、実際の波形から2.5msecとした）。

$m_w = -5.3 \times 10^{-3}$　$m_z = -2.8 \times 10^{-3}$
$\tau_w = 3.8$msec　$\tau_z = 64$msec　（負のフィードバック型）

$m_w = -4.2 \times 10^{-3}$　$m_z = 8.7 \times 10^{-4}$
$\tau_w = 4.5$msec　$\tau_z = 68$msec　（正のフィードバック型）

式（４．１１）において、$v(x, t_j)$の右辺第１項はwの緩和によるものであるが、絶対不応期の大きさはτ_wの数倍程度あり、$n \geqq 2$なる成分は無視できる（ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式に対応）。それに対して、ｚの緩和による右辺第２項の$n \geqq 2$なる成分は、$T_j \sim O(\tau_z)$なる間隔系列において無視することができない。ｚにより生じる、ｖにおけるこの蓄積的変化が、式（４．１０）を通してパルスの伝搬においても影響を与えるものとなる。

４．４．２　周期パルス列と分散関係

ここでは、時間周期:Ｔなる周期パルス列（$T_j = T$）を考える。各パルスの立ち上がり直前の時点におけるｖの値:$v_T(T)$は、式（４．１１）から次式のようになる。

$$v_T(T) = m_w / (\exp(T/\tau_w) - 1) + m_z / (\exp(T/\tau_z) - 1) \tag{4.12}$$

分散関係（$\theta(T)$）を陽に導くためには式（４．１０）における$\theta_s(v)$が必要であるが、それを実験的に得ることは困難であるので、ここでは次の１次関数を用いることにする。

$$\theta_s(v) = \theta(\infty) \cdot (1 + v / v_0) \tag{4.13}$$

図４．２および図４．５に、$\theta_s(v_T(T))$を破線で示した（v_0の値は、グラフの目での一致により定めた）。実験によるものとは、Ｔの小さいところでのずれは見られるが、良く一致しているといえる。$\theta_s(v_T(T))$は近似的には２つの指数関数の和と見なせ、正のフィードバック型の場合の過常期は、その係数の符号が異なること（$m_z > 0 > m_w$）により生じている。

４．４．３　間隔系列の伝達関数とケプストラム

次に、対象とするパルス列を、$\tau_w \ll T^0 \sim O(\tau_z)$なる$T^0$の回りに分布する間隔系列:$\{T_j\} = \{T^0 + T'_j\}$（$T'_j \ll T^0$）を持つものとする。これは、実験で用いた白色雑音系列に対応する。このとき、ｊ番目のパルス通過直前のｖの値:$v(t_j)$は、次式のようにT'_jの線形和として近似することができる。

$$\begin{aligned} v(t_j) &\simeq m_z \sum_{n=0}^{\infty} \exp\{-[(n+1)T^0 + \sum_{k=0}^{n} T'_{j-k}]/\tau_z\} \\ &\simeq m_z b/(1-b)(1 - \sum_{n=0}^{\infty} b^n T'_{j-n}/\tau_z) \\ &\simeq v_T(T^0) \cdot (1 - \sum_{n=0}^{\infty} b^n T'_{j-n}/\tau_z) \end{aligned}$$

$$b = \exp(-T^0/\tau_z) \tag{4.14}$$

これは、$\exp(-T^0/\tau_w) = 0$として、ｚの緩和による成分だけに着目したものである。
更に、式（４．１０）の右辺をｖ（T^0）の回りで線形近似し、式（４．１４）および$dv_T(T^0)/dT \simeq -v_T(T^0)/\tau_z$から、次のように式（４．３）に対応する線形伝搬方程式が得られる。

$$dt_j(x)/dx = -\beta_0 \sum_{n=0}^{\infty} b^n T'_{j-n}(x) + 1/\theta(T^0)$$

$$\begin{aligned} \beta_0 &= d[1/\theta_s(v_T(T^0))]/dv_T \cdot v_T(T^0)/\tau_z \\ &\simeq -d[1/\theta(T^0)]/dT \end{aligned} \tag{4.15}$$

$$dT'_j(x)/dx = \beta_0[-T'_j(x) + (1-b)\sum_{n=1}^{\infty} b^{n-1} T'_{j-n}(x)] \tag{4.16}$$

従って、系のケプストラムは、次のような公比をbとする幾何級数で表される。

$$c_0(X)=-\beta_0 X$$

$$c_n(X)=\beta_0 X(1-b)b^{n-1} \quad (n\geqq 1) \qquad (4.17)$$

このb（$0\leqq b<1$）が、蓄積性の度合を表すパラメータとなり、$b=0$のときにはｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式に帰着する。
表4.1に、式（4.14）から得られるbの値（$\exp(-T^0/\tau_z)$）と、図4.4および図4.7に示したケプストラムから得られるbのいくつかの推定値（$1+c_1(X)/c_0(X)$, $c_{n+1}(X)/c_n(X)$（$n=1, 2, 3$））を示す。推定値はかなりばらついており、また$\exp(-T^0/\tau_z)$の値よりも大きめであるが、τ_zに関してのオーダー的には（$\sim 10^2$msec）一致しているといえる。

表4.1　ケプストラムの公比（b）の推定値

型	$\exp(T/\tau_z)$	$1+c_1/c_0$	c_2/c_1	c_3/c_2	c_4/c_3
負	0.39	0.42	0.38	0.43	0.48
正	0.41	0.57	0.76	0.40	0.55

また、これから、伝達関数は次式のように得られる。

$$H(z;X)=\exp[\beta_0 X(-1+z^{-1})/(1-bz^{-1})]$$

$$|H(e^{j\omega};X)|^2=\exp[2\beta_0 X(1+b)(\cos(\omega)-1)/(1-2b\cos(\omega)+b^2)]$$

$$\angle H(e^{j\omega};X)=-\beta_0 X(1-b)\sin(\omega)/(1-2b\cos(\omega)+b^2) \qquad (4.18)$$

図4.3および図4.6の破線は上式によるものである（$\beta_0 X$の値には$-c_0(X)$、bの値には$1+c_1(X)/c_0(X)$の推定値を用いた）。振幅、位相とも実験から得られたものと良く一致している。
間隔系列の変化の定性的性質は、β_0（$=d[1/\theta(T^0)]/dT$）の正負（$\theta(T)$のグラフの傾きの正負と同じ）によって決まり、$\beta_0>0$のとき低域通過型、$\beta_0<0$のとき高域増加型となる。そして、変化の大きさも$|\beta_0|$によって評価される。$v_T(T)$において$|m_z|\ll|m_w|$であるので、zの影響はwによるものに比して、オーダー的に小さい（実験では、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル:１０段（図4.A2）に対して、負のフィードバック型:１００段（図4.3）、正のフィードバック型:２００段（図4.6）であることに注意）。また、$\delta\to 0$のとき、$\tau_z\to\infty$ゆえ$b\to 1$となり蓄積効果は増すが、$|m_z|\propto\delta$ゆえその影響は小さくなる。

４．５　むすび

神経線維上のパルス列の伝搬における、順応型の遅い変数の影響について調べた。本章では、最も簡単な型の定性的モデルとして、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいて回復変数（ｗ）と同型の遅い変数（ｚ）を付加したモデル（3変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル）を考えた。そして、正と負の2つのフィードバック型のものをそれぞれ電子回路により構成し、パルス列の伝搬

特性について調べた。

実験から得られた特性は、電位（ｖ）に順応型変数による蓄積的変化が生じることを通して、パルスの線形伝搬方程式に基づいて説明することができる。

周期パルス列の分散関係は、２つの指数関数の和で近似され、遅い変数の緩和に対応する長い不応期特性、あるいは過常期（ｓｕｐｅｒ－ｎｏｒｍａｌ　ｐｅｒｉｏｄ）が生じる。特に、ここで見られる過常期は、Ｈｏｄｇｋｉｎ－ＨｕｘｌｅｙモデルやＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおける振動的なものとは異なり、単一のピークを持つものとなる。この形の分散関係は実際の神経線維においても得られている[25][75][133]。それらは順応型変数の影響によるものであることも考えられる。

また、間隔系列の変化を記述する微分方程式モデルは、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式と異なり、２つ以上前の間隔との直接の相互作用が存在する形になる（パルスの線形伝搬方程式）。特に、分散の小さな（比較的規則的な）間隔系列に対して、系のケプストラムに対応するその係数（α_n）は、遅い変数の緩和の時定数により定まる公比（ｂ）を持つ幾何級数型のものとなる。そして、伝達関数の対数振幅および位相特性は、Ｐｏｉｓｓｏｎ核型の関数で近似される。実験から得られた伝搬前後の間隔系列のコヒーレンスの値から系はほぼ線形と見なせるので、系列の２次特性（パワースペクトル）の変化はそれから導かれる。但し、結果は示していないが、平均の小さな間隔系列の場合、ｗによる相対不応期の影響が無視できなくなる。その場合、コヒーレンスの値は小さくなり、系は非線形性を示すようになる。

付4．1　FitzHugh－Nagumoモデルの伝搬特性

3変数FitzHugh－Nagumoモデルとの比較のために、図4.1（a）（b）に共通な部分を用いて構成したFitzHugh－Nagumoモデル（南雲の能動線路）におけるパルス列の伝搬特性を示す。（これは、2．3．2で用いたものと同じ回路であるが、素子の値が若干異なっている。）

図4.A1に、周期パルス列の分散関係（$\theta(T)$）を示す。相対不応期に対応する期間は、T＜30msec程度である。また、図4.A2の実線は、相対不応期内に分布する正規白色雑音系列:$\{T_j(0)\} \sim N(20\mathrm{msec}, (1\mathrm{msec})^2)$を用いて得た、間隔系列に対する10段当たりの伝達関数（$H(e^{j\omega};10)$）である。これは、線形kinematic方程式により導かれる式（4.A1）によって良く近似される（図中の破線）。

$$H(z;X)=\exp(\beta_0 X(-1+z^{-1}))$$

$$|H(e^{j\omega};X)|^2=\exp[2\beta_0 X(\cos(\omega)-1)]$$

$$\angle H(e^{j\omega};X)=-\beta_0 X\sin(\omega) \qquad (4.A1)$$

実験から得られるケプストラムの推定値では、$c_1/c_0 \fallingdotseq -1.0$、$|c_n/c_0|<0.01$（$n \geqq 2$）となっており、2つ以上前の先行パルスとの相互作用はほとんど存在しない。

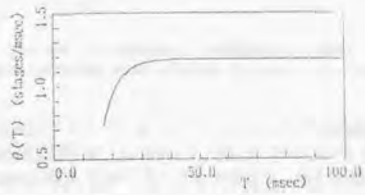


図4.A1　分散関係（FitzHugh－Nagumoモデル）
Fig. 4.A1. Dispersion relation $\theta(T)$ in the FitzHugh-Nagumo model.

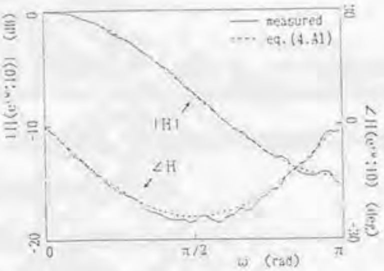


図4.A2　間隔系列の伝達関数（FitzHugh－Nagumoモデル）
Fig. 4.A2. Transfer function $H(e^{j\omega};10)$ of interspike intervals in the FitzHugh-Nagumo model.

付4．2　近似解の構成

図4.A3は、3変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデル（式（4.7））において、ｚをパラメータと見なしたときの（v, w）平面における、パルスの通過に伴う解軌跡の模式図である。その軌跡は、次のように時間スケールの異なる３つの部分に分けて考えることができる。

（Ｔ１）$t \sim O(1)$：ｖのパルス状の遷移過程
　　$dv/dt=0$のグラフの左枝から右枝へのジャンプ、右枝上での移動、左枝へのリターン。
（Ｔ２）$t \sim O(1/\varepsilon)$：ｗの緩和過程
　　リターン点から平衡点：$(\overline{v(z)}, \overline{w(z)})$への、$dv/dt=0$上での移動。
（Ｔ３）$t \sim O(1/\delta)$：ｚの緩和過程
　　ｚの変化による$dv/dt=0$のグラフのｗ軸方向の移動に伴う、平衡点の移動。

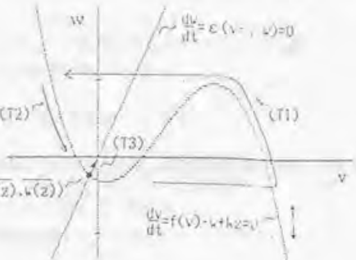


図4.A3　パルス軌跡の(ｖ,ｗ)平面における模式図
Fig. 4.A3. Schematic spike trajectory projected on the v-w plane with z regarded as a parameter.

いま、$(v, w, z)=(0, 0, 0)$（$t<0$）とし、$t=0$をパルスの通過時（立ち上がり時）とする。
（Ｔ１）における$v(t)$の遷移過程を、大きさ：１、幅：T_pのパルスとして近似する。そして、（Ｔ２）（Ｔ３）においては、$\varepsilon \ll 1$ゆえ$dv(t)/dt=0$とし、$v(t)$は次の関係式を満たすものとする。

$$v(t)=U(t)U(T_p-t)-w(t)/a+kz(t)/a$$

$$U(t)=0 \quad (t<0)$$
$$=1 \quad (t \geqq 0) \qquad (4.A2)$$

ここで、$f(v)$の左枝を、$df(0)/dv=-a$を用いて、$-av$と線形近似している（実験回路では、$f(v)$に折れ線関数を用いている）。また、拡散項の影響は小さいので無視している（$\partial^2 v/\partial x^2=0$）。
これにより、式（4.7）は線形化され、$w(t)$と$z(t)$は陽に得られるが、より直観的な近似解を次のように構成する。
（Ｔ２）において、$w(t)$を次のように分ける。

$$w(t)=w_1(t)+\overline{w(z(t))}$$

$$\overline{w(z)}=k/(a\gamma+1)z \qquad (4.A3)$$

$w_1(t)$は平衡点（$w(z)$）への緩和を表すが、$\delta \ll \varepsilon$ゆえ$dz(t)/dt=0$とし、次のように、$z(t)$によらないものと近似する。

$$dw_1(t)/dt=-\varepsilon(1/a+\gamma)w_1(t)+\varepsilon U(t)U(T_0-t) \qquad (4.A4)$$

$$w_1(t)=\varepsilon\tau_w[\exp(T_0/\tau_w)-1]\exp(-t/\tau_w)$$

$$\tau_w=1/[\varepsilon(1/a+\gamma)] \qquad (4.A5)$$

これから、$z(t)$は次式のようになる。

$$dz(t)/dt=-\delta[-k/(a+1/\gamma)+\eta]z(t)+\delta[U(t)U(T_0-t)-w_1(t)/a] \qquad (4.A6)$$

$$\begin{aligned} z(t)=&\delta\tau_2[\exp(T_0/\tau_2)-1]\exp(-t/\tau_2)\\ &+\delta\varepsilon\tau_w[\exp(T_0/\tau_w)-1]/[a(1/\tau_w-1/\tau_2)]\\ &\cdot[\exp(-t/\tau_w)-\exp(-t/\tau_2)]\end{aligned}$$

$$\tau_2=1/\{\delta[-k/(a+1/\gamma)+\eta]\} \qquad (4.A7)$$

以上を式（4.A2）に用いれば、$v(t)$として、次式を得る（m_w，m_2，τ_w，τ_2は、式（4.11）に示した）。

$$v(t)=m_w\exp(-t/\tau_w)+m_2\exp(-t/\tau_2) \qquad (t>T_0) \qquad (4.A8)$$

付４．３　線形伝搬方程式の特性

ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を拡張した次式のようなパルスの線形伝搬方程式（式（４.３））において、伝搬前の間隔系列:$\{T_j(0)\}$を入力系列、伝搬後の間隔系列:$\{T_j(X)\}$を出力系列と見なしたときの間隔系列の伝達特性について示す[42]。

$$dT_j(x)/dx=\sum_{n=0}^{\infty}\alpha_n T_{j-n}(x) \qquad (0\leqq x\leqq X) \qquad (4.A9)$$

まず、インパルス応答:$h_j(X)$（$\{T_j(0)\}=\{\delta_{j0}\}$に対する出力系列（系の基本解））、および伝達関数:$H(z;X)$は以下のように与えられる。

$$\begin{aligned} h_j(X)=&\exp(\alpha_0 X)\sum_{r=1}^{j}\sum_{\Sigma k_i=j}\{(\Pi\ \alpha_{k_i})X^r/r!\}\\ &(=\exp(\alpha_0 X)\sum_{\Sigma n r_n=j}\prod_{n=1}^{\infty}(\alpha_n X)^{r_n}/r_n!) \end{aligned} \qquad (4.A10)$$

$$\begin{aligned} H(z;X)=&\sum_{n=0}^{\infty}h_n(X)z^{-n}\\ =&\exp(X\sum_{n=0}^{\infty}\alpha_n z^{-n}) \qquad (|z|\geqq R_0,\ R_0<1)\end{aligned}$$

$$|H(e^{i\omega};X)|^2=\exp(2X\sum_{n=0}^{\infty}\alpha_n\cos(n\omega))$$

$$\angle H(e^{i\omega};X)=-X\sum_{n=1}^{\infty}\alpha_n\sin(n\omega) \qquad (0\leqq\omega\leqq\pi) \qquad (4.A11)$$

特に、入力系列を定常白色雑音系列:$\{\varepsilon_j;\ E\{\varepsilon_j\}=0,\ E\{\varepsilon_j\varepsilon_k\}=\delta_{jk}\}$とするとき、出力系列は、次のような指数型のパワースペクトルを有する。

$$\begin{aligned}S(\omega)&=|H(e^{i\omega};X)|^2\\ &=\exp(2X\sum_{n=0}^{\infty}\alpha_n\cos(n\omega))\end{aligned} \qquad (4.A12)$$

また、その相関関数:$r_k(X)$は、式(4.A13)のような畳み込みで表され、式(4.A14)に示す対称性を持つ系の基本解として与えられる。

$$\begin{aligned}r_k(X)&=1/\pi\int_0^{\pi}|H(e^{i\omega};X)|^2\cos(k\omega)d\omega\\ &=\sum_{-\infty<j_2<\infty}\ \sum_{-\infty<j_3<\infty}\cdots[I_{k+2j_2+3j_3+\cdots}(2\alpha_1X)I_{j_2}(2\alpha_2X)I_{j_3}(2\alpha_3X)\cdots]\cdot\exp(2\alpha_0X)\end{aligned}$$

$$I_k(z)=(z/2)^k\sum_{n=0}^{\infty}(z/2)^{2n}/[n!(n+k)!]$$

：第1種変形Bessel関数 (4.A13)

$$dr_k(x)/dx=\sum_{n=0}^{\infty}\alpha_{|n|}[r_{k-n}(x)+r_{k+n}(x)] \qquad (4.A14)$$

系列の復元(白色化)は、式(4.A9)をXについて逆向きに解くことに相当する。従って、$H(z;X)^{-1}=H(z;-X)$であり、系は、次のように片側移動平均(MA)過程、および自己回帰(AR)過程としての表式を合わせ持ち、最小位相推移特性[87]を有する。

$$T_j(X)=\sum_{n=0}^{\infty}h_n(X)\varepsilon_{j-n} \qquad (\text{MA過程}) \qquad (4.A15)$$

$$\sum_{n=0}^{\infty}h_n(-X)T_{j-n}(X)=\varepsilon_j \qquad (\text{AR過程}) \qquad (4.A16)$$

$$\sum_{n=0}^{\infty}h_n(-X)r_{n+k}(X)=h_k(X) \qquad (\text{Yule-Walker方程式}) \qquad (4.A17)$$

また、$\sum_{n=0}^{\infty}\alpha_n=0$, $\alpha_n\geqq0$ $(n>0)$であるときには、式(4.9)および式(4.A14)はマスター方程式とみなせ、$h_j(X)$および$r_k(X)$は確率分布型になる。

以下に、α_nに具体的な形を与えたときの伝達特性の例を挙げておく。

[例1] 1階差分型

これは、線形kinematic方程式の場合である。

$$\alpha_0=-1,\ \alpha_1=1,\ \alpha_n=0\ (n>2) \qquad (4.A18)$$

$$h_j(X)=\exp(-X)X^j/j!$$

：Poisson分布 (4.A19)

$$H(z;X)=\exp(X(1/z-1)) \qquad (|z|>0) \qquad (4.A20)$$

$$|G(\omega;X)|^2=\exp[2X(\cos(\omega)-1)]$$

$$\angle G(\omega;X)=-X\sin(\omega) \qquad (4.A21)$$

$$r_k(X)=\exp(-2X)I_k(2X) \qquad (4.A22)$$

$$\sum_{n=0}^{\infty}(-X)^n/n!\,I_{n+k}(2X)=X^k/\Gamma(k+1) \quad \text{(Yule-Walker方程式)} \tag{4.A23}$$

［例2］幾何級数型

これは、3変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおける線形伝搬方程式の場合である。

$$\alpha_n=b_1\cdot b^{n-1} \qquad (n>0) \tag{4.A24}$$

$$h_j(X)=\exp(b_0X)L_j^{(-1)}(-(b_1/b)X)b^j$$

$$L_j^{\alpha}(x)=\sum_{n=0}^{j}\Gamma(j+\alpha+1)x^n/\{\Gamma(\alpha+n+1)(j-n)!\,n!\}$$
$$\text{：Laguerreの陪多項式} \tag{4.A25}$$

$$H(z;X)=\exp\{X[b_0+b_1/(z-b)]\} \tag{4.A26}$$

$$|G(\omega;X)|^2=\exp\{2X[b_0+b_1(\cos(\omega)-b)/(1-2b\cos(\omega)+b^2)]\}$$

$$\angle G(\omega;X)=-b_1X\sin(\omega)/(1-2b\cos(\omega)+b^2) \tag{4.A27}$$

この場合、パルスの伝搬方程式は、次式のような１階差分型方程式として表すこともできる。

$$dT_j(x)/dx=b_0T_j(x)+(b_1-bb_0)T_{j-1}(x)+b\,dT_{j-1}(x)/dx \tag{4.A28}$$

［例3］対数級数型

$$\alpha_n=b^n/n \ (n>0), \quad \alpha_0=\log(1-b) \quad (|b|<1) \tag{4.A29}$$

$$h_j(X)=\Gamma(X+j)/(\Gamma(X)j!)(1-b)^Xb^j$$
$$\text{：負の2項分布}\quad (b>0) \tag{4.A30}$$

$$H(z;X)=\{(1-b)/(1-b/z)\}^X \qquad (|z|>|b|) \tag{4.A31}$$

$$|G(\omega;X)|^2=(1-b)^{2X}/(1-2b\cos(\omega)+b^2)^X$$

$$\angle G(\omega;X)=-X\mathrm{Tan}^{-1}[b\sin(\omega)/(1-b\cos(\omega))] \tag{4.A32}$$

$$r_k(X)=(1-b)^{2X}b^{|k|}\Gamma(|k|+X)/(\Gamma(X)|k|!)\cdot F(X,|k|+X,|k|+1;b^2)$$

$$F(\alpha,\beta,\gamma;z)=\Gamma(\gamma)/(\Gamma(\alpha)\Gamma(\beta))\cdot\sum_{n=0}^{\infty}\Gamma(\alpha+n)\Gamma(\beta+n)/\Gamma(\gamma+n)(z^n/n!)$$
$$\text{：Gaussの超幾何級数} \tag{4.A33}$$

$$\sum_{n=0}^{\infty}(-1)^nb^{n-k-|n+k|}\Gamma(X+|n+k|)/\{\Gamma(X-n+1)|n+k|!\,n!\}$$
$$\cdot F(X,X+|n+k|,|n+k|+1;b^2)$$
$$=\Gamma(X+k)/(\Gamma(X+1)\Gamma(k+1)) \quad \text{(Yule-Walker方程式)} \tag{4.A34}$$

$b\to1$のとき、パワースペクトルは次のようなωのべきの形を持つ。

$$|G(\omega;X)|^2=\exp(2\alpha_2 X)/(2\sin(\omega/2))^{2X}$$
$$\sim\exp(2\alpha_2 X)\omega^{-2X} \qquad (\omega\to 0) \qquad (4.A35)$$

b→−1のとき、次のような直線位相特性を持つ。

$$|G(\omega;X)|^2=\exp(2\alpha_2 X)/(2\cos(\omega/2))^{2X}$$

$$\angle G(\omega;X)=X\omega/2 \qquad (0\leqq\omega<\pi)$$
$$=0 \qquad (\omega=\pi) \qquad (4.A36)$$

［例4］三角級数型

$$\alpha_n=\sin(n\theta)/n \quad (n>0,\ 0<\theta<\pi) \qquad (4.A37)$$

$$H(z;X)=\exp[X\{b_2+\mathrm{Tan}^{-1}[\sin(\theta)/(z-\cos(\theta))]\}] \qquad (|z|\geqq 1) \qquad (4.A38)$$

$$|G(\omega;X)|^2=\exp(X(2b_2+\pi-\theta)) \qquad (0\leqq\omega<\theta)$$
$$=\exp(X(2b_2+\pi/2-\theta)) \qquad (\omega=\theta)$$
$$=\exp(X(2b_2-\theta)) \qquad (\theta<\omega\leqq\pi)$$

$$\angle G(\omega;X)=-X/2\log|\sin((\omega+\theta)/2)/\sin((\omega-\theta)/2)| \qquad (4.A39)$$

$$r_k(X)=\exp[X(2b_2-\theta)](\theta\exp(\pi X)+\pi-\theta)/\pi \qquad (k=0)$$
$$=\exp[X(2b_2-\theta)](\exp(\pi X)-1)\sin(k\theta)/(k\pi) \qquad (k\neq 0) \qquad (4.A40)$$

$b_2=(\theta-\pi)/2$のとき、X→∞において遮断周波数:θとする低域通過型の理想振幅特性を持つ。
また、$b_2=\theta/2$のとき、X→−∞において高域通過型の理想振幅特性を持つ。
　このように、係数（α_n）がnのべき型のものであるときには、特異な伝達特性を有する場合がある。

第5章　雑音

5．1　まえがき

神経細胞膜においては、イオンチャンネルの確率的な開閉動作などに伴う膜電流・電圧雑音が存在する[8][15][145]。この膜電流雑音は、神経パルスの発生過程に確率的な変動を与えることなどから[6][98][129][138]、神経系において単一細胞レベルの動作特性を考える上で重要な要素の１つとなっている[25][141]。更に、雑音は、神経線維上のパルスの伝搬過程にも変動を与えるものと考えられる。すなわち、雑音による膜電位の揺らぎは、伝搬中のパルスの速度に変動を及ぼし、その結果、一定距離を伝搬する際のパルスの伝搬時間にはばらつきが生じることになる。この神経線維上の伝搬時間の揺らぎは、神経系において信号がパルス間隔やパルスのタイミングなどに符号化されている場合、特に、神経線維がパルスの遅延線として機能しているような場合には、無視できない影響を与える可能性がある。

本章では、このような膜電流・電圧雑音が神経線維上のパルスの伝搬に及ぼす影響について調べる。まず、５．２で、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルに基づく２つの確率的モデルについて説明する。１つは白色雑音電流を付加したモデル[141]であり、もう１つはイオンチャンネルの開閉揺らぎを考慮したモデル[132]である。

そして、５．３において、これらの確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルを用いたシミュレーションにより、パルスの伝搬時間の揺らぎの大きさについてある程度定量的な評価を与える。そして、パルスの伝搬方程式に基づいて、伝搬距離に対する伝搬時間の揺らぎの大きさの近似的表式を与える。

更に、５．４では、これらの結果について生理学的知見と対応させて考察を行う。

5．2　確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル

5．2．1　白色雑音電流を付加したモデル

ここでは、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルに雑音電流：$I(x,t)$を付加したモデル[141]について簡単に述べる。対象となるモデルは、次式のように、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルに対して、雑音電流：$I(x,t)$を付加したものである。

$$a/(2R)\,\partial^2 V/\partial x^2 = C\,\partial V/\partial t + \overline{g}_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + \overline{g}_K n^4 (V - V_K) + g_L (V - V_L) + I$$

$$\begin{array}{ll} R = 35.4\,\Omega\cdot\mathrm{cm} & C = 1\,\mu\mathrm{F} \\ \overline{g}_{Na} = 120\,\mathrm{mS/cm^2} & V_{Na} = 115\,\mathrm{mV} \\ \overline{g}_K = 36\,\mathrm{mS/cm^2} & V_K = -12\,\mathrm{mV} \\ g_L = 0.3\,\mathrm{mS/cm^2} & V_L = 11\,\mathrm{mV} \end{array}$$

$$\partial m/\partial t = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m$$

$$\partial h/\partial t = \alpha_h (1 - h) - \beta_h h$$

$$\partial n/\partial t = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n \qquad (5.1)$$

$$\alpha_m=0.1(25-V)/\{\exp((25-V)/10)-1\}$$
$$\beta_m=4\exp(-V/18)$$
$$\alpha_h=0.07\exp(-V/20)$$
$$\beta_h=1/\{\exp((30-V)/10)+1\}$$
$$\alpha_n=0.01(10-V)/\{\exp((10-V)/10)-1\}$$
$$\beta_n=0.125\exp(-V/80) \qquad (5.2)$$

ここで、Ｉは、次のような平均と分散を持つ正規性白色雑音とする。

$$E\{I(x,t)\}=0$$

$$E\{I(x,t)I(y,s)\}=\sigma_I^2/(2\pi a)\delta(x-y)\delta(t-s) \qquad (5.3)$$

分散の大きさは、電流密度の強度:σ_I^2に比例し、神経線維の半径:ａに反比例する。σ_I^2の値は、ヤリイカの巨大軸索の実験結果[12]に基づいて、3.0×10^{-21} $A^2/cm^2\cdot sec$とする。また、ａには、次の３つの値を用いる。

$$a=0.1\mu m \quad (\lambda\simeq0.14mm \quad S\simeq91\mu m^2)$$
$$a=0.2\mu m \quad (\lambda\simeq0.20mm \quad S\simeq257\mu m^2)$$
$$a=0.4\mu m \quad (\lambda\simeq0.28mm \quad S\simeq726\mu m^2) \qquad (5.4)$$

括弧内は、神経線維の空間定数[21]:λ $(=\{a/[2R(\overline{g}_{Na}m^3(0)h(0)+\overline{g}_K n^4(0)+g_L)]\}^{1/2})$と、長さλ当りの膜の面積:Ｓ$(=2\pi a\lambda)$の値である。

５．２．２　チャンネル揺らぎを考慮したモデル

膜の電流雑音の大きな部分は、イオンチャンネルの開閉が確率的に起こることによるコンダクタンス揺らぎによるものである[72]。そこで、もう１つのモデルとして、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルに基づいてＮａチャンネルとＫチャンネルの開閉の揺らぎを考慮した以下のようなモデルを考える[130]。

$$a/(2R)\partial^2V/\partial x^2=C\partial V/\partial t+g_{Na}(V-V_{Na})+g_K(V-V_K)+g_L(V-V_L)$$

$$g_{Na}(x,t)=\overline{g}_{Na}n_{Na}(x,t)/N_{Na}$$

$$g_K(x,t)=\overline{g}_K n_K(x,t)/N_K \qquad (5.5)$$

$$n_{Na}(x,t+\Delta t)=n_{Na}(x,t)+n_1+n_2-n_3-n_4$$

$$n_K(x,t+\Delta t)=n_K(x,t)+n_5-n_6$$

$$n_1\sim Bin[3m^2(1-m)hN_{Na},\alpha_m\Delta t]$$

$$n_2\sim Bin[m^3(1-h)N_{Na},\alpha_h\Delta t]$$

$$n_3\sim Bin[n_{Na},3\beta_m\Delta t]$$

$$n_4\sim Bin[n_{Na},\beta_h\Delta t]$$

$n_5 \sim Bin[4n^3(1-n)N_K, \alpha_n \Delta t]$

$n_6 \sim Bin[n_K, 4\beta_n \Delta t]$

(Bin[N,p]：2項分布)　　　　　　　　　　　　　　　　(5.6)

式（5.5）においては、時間は$\Delta t = 2\,\mu$secで離散化され、空間は$\Delta x = 0.2\lambda$ごとの区間に離散化されているものとする。そして、電位（V）、Naチャンネルコンダクタンス（g_{Na}）およびKチャンネルコンダクタンス（g_K）は、各区間ごとの変数と見なす。N_{Na}とN_Kは1区間内のNaチャンネルとKチャンネルの個数であり、各区間で一定とする。$n_{Na}(x,t)$と$n_K(x,t)$は、各区間（xの回りの）内の開いた状態のチャンネルの個数であり、式（5.6）に従って変化するものとする。

式（5.6）において、n_1, n_2（n_3, n_4）はNaチャンネルの、n_5（n_6）はKチャンネルの、閉→開（開→閉）状態に変化する個数であり、2項分布に従う。また、m,h,nは式（5.1）により得られ、α_k, β_k（k=m,h,n）は式（5.2）により得られる。ここで、各チャンネル内の各ゲートの開閉は、それぞれ独立なマルコフ過程に従うと仮定している。すなわち、Δtの間の開閉確率は、$\alpha_k \Delta t, \beta_k \Delta t$（k=m,h,n）で与えられる。（同時に2個以上のゲートの開閉する確率は無視する。）更に、閉じた状態のチャンネルの個数はその平均値（n,m,hにより与えられる）を用いて近似している。

Naチャンネル

閉	遷移確率	開
$3m^2(1-m)hN_{Na}$	$\alpha_m \Delta t$ -- (n_1) --→ $\beta_m \Delta t$ ←-- (n_3) --	n_{Na}
$m^3(1-h)$	$\alpha_h \Delta t$ -- (n_2) --→ $\beta_h \Delta t$ ←-- (n_4) --	

Kチャンネル

閉	遷移確率	開
$4n^3(1-n)N_K$	$\alpha_n \Delta t$ -- (n_5) --→ $\beta_n \Delta t$ ←-- (n_6) --	n_K

単一チャンネルコンダクタンスの値には、ヤリイカの巨大軸索の値:4pS（Naチャンネル）、12pS（Kチャンネル）を用いて[7]、Naチャンネル密度:300μm^{-2}、Kチャンネル密度:30μm^{-2}とする。また、神経線維の半径（a）としては5．2．1と同じ3通りの値（式（5.4））を用いる。このとき、N_{Na}とN_Kの値はそれぞれ次のようになる。

$N_{Na} = 5.4\times10^3$　$N_K = 5.4\times10^2$　(a=0.1μm)
$N_{Na} = 1.5\times10^4$　$N_K = 1.5\times10^3$　(a=0.2μm)
$N_{Na} = 4.4\times10^5$　$N_K = 4.4\times10^4$　(a=0.4μm)　　　　(5.7)

５．３　伝搬時間の揺らぎ

５．３．１　白色雑音電流モデルのシミュレーション

まず、パルス伝搬時間の揺らぎについて、白色雑音モデル（５．２．１）を用いたシミュレーション結果を示す。

数値計算には、空間刻み:$\Delta x=0.2\lambda$、時間刻み:$\Delta t=2\mu$secとして、陽解法（単純オイラー法）を用いる。温度は６．３℃とし、神経線維の全長は１１λとする。最初に、雑音による電圧揺らぎが定常状態に達したと見なせるまで、１０msecほど経過させる。そして、１端（$x=0$）において大きさ:1mA/cm^2、幅:1msecの電流刺激を加えてパルスを発生、伝搬させる。刺激時を$t=0$とし、神経線維上の各点（x）においてパルスの前面が$V=50$mVを越えた時点を、距離xの伝搬時間:$t_p(x)$とする。これを、３つの異なる値の半径の神経線維の場合について、各１０００回行う。

図５．１（ｂ）には、$t=4$msecにおける電位の空間波形（V(x,4msec)）の１例を示した。雑音の無い場合のもの（同図（ａ））に対して、波形の乱れは僅かであるが、例えば、パルスの前面の電位が静止電位（０mV）より大きくなっていることが見てとれる。

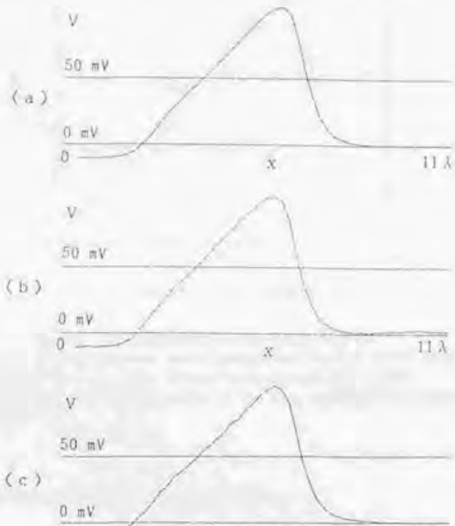


図５．１　伝搬パルスの空間波形

Fig. 5.1. Samples of propagated action potentials.
(a): The Hodgkin-Huxley model (without noise).
(b): the white noise model.
(c): the channel noise model.

図5.2に、伝搬時間（$t_{\circ}(x)$）の平均:$m(x)$（$=E\{t_{\circ}(x)\}$）を示した。$m(x)$は3つの半径（a）の値についてほとんど同じであったので、$a=0.1\,\mu$mにおけるものだけを示してある。図中の実線は雑音の無い場合（$I(x,t)\equiv 0$）のパルスの伝搬軌跡であり、ほぼ直線となる（速度一定）。$m(x)$はこの直線上に乗っており、直観的にも予想されるように、雑音は平均伝搬時間にはほとんど影響を与えない。

次に、図5.3に、伝搬時間の分散:$\sigma^2(x)$（$=E\{(t_{\circ}(x)-m(x))^2\}$）を示した。分散は、神経線維の半径の値が小さいほど大きい。また、伝搬距離にほぼ比例して増大する。特に、$x=10\lambda$における分散の値を表5.1に示した。大ざっぱにいえば、半径0.1μm程度、長さ数mmの神経線維上をパルスが伝搬する際の伝搬時間の揺らぎは、数十μsec程度となる。図5.2の縦線は、3σの範囲を示している。平均伝搬時間（msecのオーダー）と比べれば、揺らぎの大きさは小さい。

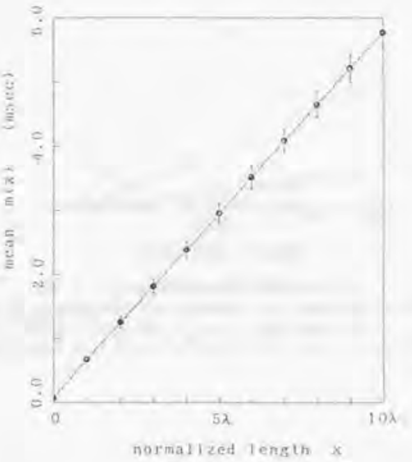


図5.2 パルス伝搬時間の平均値（白色雑音モデル）

Fig. 5.2. Mean m of the spike propagation time vs propagation length x in the white noise model.
The fiber radius is 0.1μm (●). Vertical markers denote 3σ-regions.
The trajectory of a spike in the absence of the noise is plotted by a solid line.

5．3．2 チャンネル揺らぎモデルのシミュレーション

次に、チャンネル揺らぎモデル（5．2．2）を用いたシミュレーション結果を示す。

図5.1（c）は、電位の空間波形の1例であるが、白色雑音モデルのもの（同図（b））と同様に波形に乱れが生じている。この場合、例えば、パルスの下りの肩の部分に凸凹が見られる。

伝搬時間の平均（$m(x)$）は、白色雑音モデルと同じく、雑音のない場合とほぼ同じ値であった。（そのため、ここでは示していない。）そして、伝搬時間の分散（$\sigma^2(x)$）を図5.4に示した。また、その$x=10\lambda$における値を表5.2に示した。分散の増大の様子は、白色雑音モデルの場合（図5.3）と同様に直線的である。また、$\sigma^2(10\lambda)$の値は白色雑音モデルにおける値（表5.1）の約3／4倍であり、2つのモデルから得られる伝搬時間の揺らぎの大きさはオーダーとして一致している。

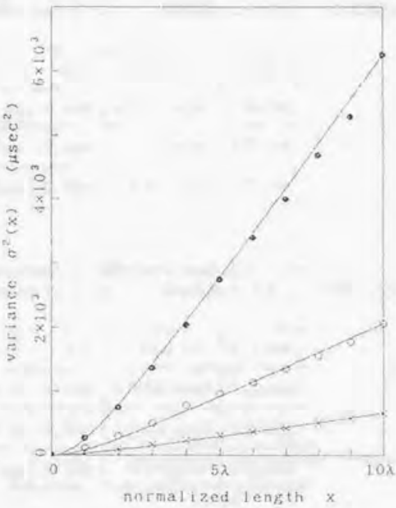


図5.3 パルス伝搬時間の分散（白色雑音モデル）
Fig. 5.3. Variance σ^2 of propagation time vs propagation length x in the white noise model.
The fiber radii are $0.1\mu m$ (●), $0.2\mu m$ (○) and $0.4\mu m$ (×).
The approximation by (5.11) is plotted by a solid line for each case.

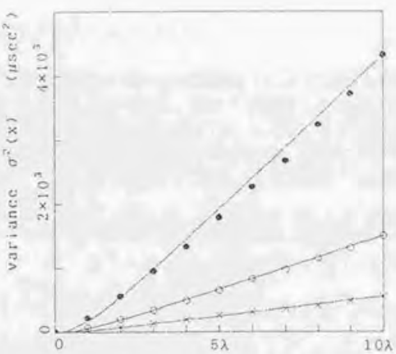


図5.4 伝搬時間の分散（チャンネル揺らぎモデル）
Fig. 5.4. Variance σ^2 of propagation time vs propagation length x in the channel noise model.
The fiber radii are $0.1\mu m$(●), $0.2\mu m$ (○) and $0.4\mu m$ (×).
The approximation by (5.11) is plotted by a solid line for each case.

表5．1　神経線維の半径：a、空間定数の10倍の長さ：10λ、
伝搬時間の分散：$\sigma^2(10\lambda)$、標準偏差：$\sigma(10\lambda)$　（白色雑音モデル）

a	10λ	$\sigma^2(10\lambda)$	$\sigma(10\lambda)$
0.1μm	1.4mm	6260μsec²	79μsec
0.2μm	2.0mm	2060μsec²	45μsec
0.4μm	2.8mm	660μsec²	26μsec

表5．2　神経線維の半径：a、空間定数の10倍の長さ：10λ、
伝搬時間の分散：$\sigma^2(10\lambda)$、標準偏差：$\sigma(10\lambda)$　（チャンネル雑音モデル）

a	10λ	$\sigma^2(10\lambda)$	$\sigma(10\lambda)$
0.1μm	1.4mm	4330μsec²	66μsec
0.2μm	2.0mm	1500μsec²	39μsec
0.4μm	2.8mm	550μsec²	23μsec

5．3．3　パルスの伝搬方程式による解析

ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式を導くための仮定(Ｉ)、あるいは、神経生理学実験の結果に基づけば、神経線維上のパルスの伝搬は次式のように近似的に記述できると考えられる（パルスの伝搬方程式）[2][88][126]。

$$\lambda\cdot dt_p(x)/dx=1/\theta(V(x,t_p(x))) \qquad (5.8)$$

式（５.８）は、パルスの伝搬速度：θがパルス通過時（t_p）における膜電位：Ｖの値（すなわち膜の状態）のみによって定まるというものである。膜が十分回復した状態におけるパルスの伝搬（孤立パルスの伝搬）を考えると、雑音が無い場合には$V(x,t_p(x))\equiv 0$でありパルスは一定速度：$\theta(0)$で伝搬するだけである。しかしながら、雑音が有る場合には、雑音によりＶの値が揺らぐことによってθも変動して、伝搬時間（$t_p(x)$）が異なってくることになる。（なお、右辺にλ（空間定数）をかけて伝搬距離を規格化している。）

ここで、まず、$V(x,t_p)$の揺らぎは小さいものとして、式（５.８）の右辺を次のように線形近似する。

$$\lambda\cdot dt_p(x)/dx=1/\theta(0)+kV(x,t_p(x))$$

$$k=d[1/\theta(0)]/dV:\ \mathrm{const.} \qquad (5.9)$$

このとき、θ，ｋは神経線維の半径（ａ）の値によらない定数となる。

更に、$V(x,t_p)$を、その時間的な相関を無視して、次のような空間相関を持つ定常確率過程（ｘについての）と見なす[81][142]。

$$E\{V(x, t_s(x))\} = 0$$

$$E\{V(x, t_s(x))V(y, t_s(y))\} = \sigma_V^2 \exp(-|x-y|/\lambda)$$

$$\sigma_V^2 = \sigma_I^2/(8\pi a \lambda C g) \qquad (5.10)$$

以上により、伝搬時間の平均:$m(x)$と分散:$\sigma^2(x)$は次式のように得られる[67]。

$$m(x) = x/(\lambda\theta(0))$$

$$\sigma^2(x) = k^2 \sigma_V^2 (x/\lambda + \exp(-x/\lambda) - 1) \qquad (5.11)$$

$m(x)$はxに比例し、雑音がない場合の伝搬時間に等しい。また、$\sigma^2(x)$は$x \gg \lambda$においてはxに比例するものと近似できる。すなわち、$t_s(x)$はxについてのWiener過程として近似される。図5.3と図5.4における実線は、$\sigma^2(10\lambda)$の値が一致するようにβの値を決めて、シミュレーション結果を式（5.11）で近似したものであり、良い一致を見ている。

一方、aと$\sigma^2(x)$との関係は、$\sigma^2(\lambda) \propto \sigma_V^2 \propto (a\lambda)^{-1}$および$\lambda \propto a^{1/2}$であることから、$\sigma^2(\lambda) \propto a^{-3/2}$となる。すなわち、$\lambda$を単位として伝搬距離を固定して見たとき、分散は半径の3／2乗に反比例する。シミュレーション結果を見てみると、表5.1と表5.2における$\sigma^2(10\lambda)$の値の比:[a＝0.1のもの]／[a＝0.2のもの]、[a＝0.2のもの]／[a＝0.4のもの]は、それぞれ、3.0、3.1と2.9、2.7となる。これらの値は、$a^{-3/2}$の比:$(1/2)^{-3/2} \simeq 2.83$に良く一致しているといえる。

5．4　生理学的知見との対応

シミュレーションに用いた確率的Hodgkin－Huxleyモデルの構成法や計算精度はかなり粗いものである。また、Hodgkin－HuxleyモデルおよびヤリイカNの巨大軸索のデータをそのまま小さい半径の神経線維に外挿的に適用したわけであるが、実際の細い無髄神経線維は様々な点でその性質を異にしている[62][113][127]。そのため、パルス伝搬時間の揺らぎの大きさについて得られた数値は、定量的なモデルに基づくものではあるが、あくまでも1つの目安程度に考えなければならない。

白色雑音モデルのシミュレーション（5．3．1）とチャンネル揺らぎモデルのシミュレーション（5．3．2）では、ほぼ一致した結果が得られた。パルス伝搬時間の揺らぎの大きさは、最も細いクラスの無髄神経線維（半径:0.1～0.4μm）上での標準偏差として数十μsec／mmのオーダーであった。

シミュレーション結果は、5．3．3において得られたパルスの伝搬方程式に基づく表式によって良く近似される。まず、神経線維の長さとの関係であるが、伝搬時間の標準偏差は距離の平方根にしか比例しない。従って、例えば、揺らぎが1msecのオーダーに達するには、半径:0.1μmの神経線維で10cm以上もの長さを要する。

次に、神経線維の半径との関係であるが、神経線維の空間定数の長さ当りの伝搬時間の分散は、半径の－3／2乗に比例する。また、空間定数は半径の1／2乗に比例するので、一定長さ当りの伝搬時間の分散は神経線維の半径の2乗に反比例して減少することになる。（言い換えれば、伝搬時間の標準偏差が半径に反比例する。）従って、大きな神経線維ほど揺らぎが小さいわけであるが、例えば、ヤリイカの巨大軸索（半径～500μm、長さ～10cm）においては、標準偏差は0.1μsec程度にしかならず、その測定は困難であろう。

ところで、このようなパルス伝搬時間の揺らぎについては、単一神経線維の伝導速度測定実験において、その誤差評価の中で既に定量的な議論がなされているのではないかと思われる。特に、著者の

知る限りの実験結果では、カエルの坐骨神経（有髄、直径:数μm程度、長さ:１０cm）においてパルス伝搬中に生じる揺らぎは標準偏差で数μsec以下であるというものである[78]。この値は、ここでの結果から外挿されるものより小さめである。但し、有髄神経線維の場合には、跳躍伝導機構とそのためのイオンチャンネルの分布[146]などを考え合わせると、無髄神経線維よりも揺らぎは小さいものと思われるため、単純に比較することはできない。

また、神経信号処理系を構成する１素子としての観点から見ると、多くの場合パルス間隔の分布の広がりは数msec以上あるので、神経線維上の伝搬に伴うμsecのオーダーの変化は一般的には無視し得るものであろう[73]。但し、特殊な場合、例えば、パルス間隔符号が用いられている場合や、複数個のパルス間のタイミングが利用されている場合には考慮する必要がある。良く知られているものとしては、聴覚系において両耳間の時間差（数十μsec）を検出する機構がある。最近の研究から、鳥類では層状核内の大細胞核の神経線維が、また、哺乳類（コウモリ）では下丘から内側膝状体にかけての神経線維が、そのための遅延線としての機能を持つことが示唆されている[72][75][112][156]。また、他の系としては、小脳における平行線維も同様な遅延線として働いていると考えられている[22]。実際に神経線維が信号の遅延線として利用されているならば、その伝搬（遅延）時間の揺らぎはこれらの系の精度を制限する要因の１つとなる。

最後に、神経線維の半径が更に小さくなったときの現象について述べておきたい。結果は示していないが、ａ＝０．０５μmとしてのシミュレーションも行ってみた。その場合、神経線維上でパルスが自然に（刺激なしで）発生することが頻繁に起こった。１０００回の反復のうち、白色雑音モデルの場合には１５４回、チャンネル揺らぎモデルの場合には４６０回において、電流刺激によるものとは別のパルスが雑音によって発生した。この発生頻度は１０Hzのオーダーにまで達している。このことから、神経線維がパルスの忠実な伝送路として機能するためには、その半径は０．１μm程度よりも大きくなければならないことになる。

多くの無髄神経線維の半径は０．１μm～１μm程度である。その上限は有髄神経線維との伝搬速度の大小関係によるものと考えられているが、下限は上のような膜電流雑音によるパルスの自然発生によるものであることが推測される。また、このことは逆に見れば、実際の神経線維がパルスの１対１の伝送機能を有しているならば、伝搬時間の揺らぎの大きさの上限はここで得られた程度（ａ＝０．１μmの場合）であるといえる

５．５　むすび

神経線維上の膜電流・電圧雑音のパルス伝搬における影響を、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙ方程式に基づく２つの確率的モデルを用いて調べた。

まず、パルスの伝搬時間の揺らぎの大きさを計算機シミュレーションにより評価し、１つの目安として、半径０．１μm、長さ約１mmの神経線維上において、標準偏差として数十～百μsec程度の伝搬時間の揺らぎが生じることを得た。

そして、シミュレーション結果およびパルスの伝搬方程式による解析から、伝搬時間の揺らぎの分散は、ほぼ伝搬距離に比例して増大すること、また、一定距離当りの分散は神経線維の半径の２乗に反比例することを示した。また、シミュレーションにおいて、神経線維の半径が小さくなると、雑音によって神経線維上でのパルスの自然発生が起こり出すことから、０．１μm程度が半径の下限と見なされる。これは実際の無髄神経線維における値にほぼ一致しており、シミュレーション結果の妥当性を裏付けるものといえる。

神経信号処理系においては、このような神経線維上の伝搬に伴うミリ秒以下のオーダーの変化は一般的には無視し得るものであろう。しかし、聴覚系における両耳時間差検出回路のように、神経線維が信号の遅延線として利用され、数十マイクロ秒のパルス間のタイミングが問題となる場合には考慮する必要があると考えられる。

第6章　相対不応期と雑音

6．1　まえがき

本章では、相対不応期内を伝搬するパルス列（パルス間隔が相対不応期内に分布するパルス列）の、雑音によって生じる間隔系列の変動について考える。そして、間隔系列の相関が伝搬につれて変化し、パワースペクトルの形に特徴的な変化が生じることを示す。

図6.1は、Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおける、温度:６.３℃、神経線維の半径:０.１μmのときの分散関係である。パルス間隔が十分大きな周期パルス列を考えると、各パルス伝搬時間は独立に変動するので、雑音による間隔系列の変動は白色雑音の１階差分型の系列となる。それに対して、相対不応期内を伝搬するパルス列においては、相対不応期による平滑化の効果と雑音による変動とによって、間隔系列に特徴的な相関が生じることが考えられる。

以下では、まず、６．２において、白色雑音項を付加したｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式をパルスの伝搬方程式として用いて、間隔系列の変化の表式を導く。また、雑音が時間・空間的相関を有する場合についても簡単に示す。

そして、６．３では、確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙおよび確率的ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルを用いて、周期パルス列の伝搬に伴う変動についてのシミュレーションを行う。そして、その間隔系列のパワースペクトルの変化が、パルスの伝搬方程式から導かれた表式によって良く近似されることを示す。

更に、６．４では、伝搬前と伝搬後の間隔系列の相互相関について、確率的ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルを用いて調べる。そして、伝搬前の間隔系列が白色雑音系列であるようなパルス列について、伝搬後の間隔系列との相互相関（コヒーレンスと位相）を示す。また、伝搬前後の間隔系列の相互情報量をパルス間隔の関数として数値的に評価する。

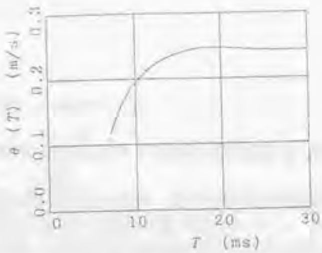


図6.1　Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル（温度:６.３℃、半径:ａ＝０.１μm）における分散関係
（伝搬速度:θ　vs　パルス間隔:Ｔ）
Fig. 6.1. Dispersion relation in the Hodgkin-Huxley model.
Propagation speed θ vs interspike interval T (temperature: 6.3 ℃, radius: 0.1μm).

６．２　雑音による間隔系列の相関の変化

６．２．１　雑音項を有する線形系としての表式

相対不応期内のパルス列の伝搬における雑音の影響は、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（2.1））に加法的雑音項を付加することにより、次式のようなパルスの伝搬方程式で近似することができる。

$$dt_j(x)/dx = 1/\theta(t_j(x) - t_{j-1}(x)) + n_j(x) \qquad (0 \leqq x \leqq X) \qquad (6.1)$$

ここで、$n_j(x)$は、パルスの軌跡: $t_j(x)$に沿っての雑音に対応する。そして、間隔系列: $T_j(x)$の変化は、次式のように記述される。

$$dT_j(x)/dx = 1/\theta(T_j(x)) - 1/\theta(T_{j-1}(x)) + n_j(x) - n_{j-1}(x)$$

$$T_j(x) = t_j(x) - t_{j-1}(x) \qquad (6.2)$$

解析を進めるために、ここで、次の２つの仮定を用いる。
・間隔の分布の広がりは十分小さいものとして、$1/\theta$を平均間隔: T_mの回りで線形化する。
・$n_j(x)$は$t_j(x)$にも依存するものであるが、ここでは、ｊとｘについての白色雑音過程とする。
この仮定によって、次式のような、雑音項を有するパルスの線形伝搬方程式が得られる。

$$dT_j(x)/dx = -\beta_0 \cdot (T_j(x) - T_{j-1}(x)) + n_j(x) - n_{j-1}(x)$$

$$\beta_0 \simeq -d[1/\theta(T_m)]/dT$$
$$\simeq \theta(T_m)^{-2} \cdot d\theta(T_m)/dT \quad (\geqq 0)$$

$$T_m = E\{T_j(x)\} \qquad (6.3)$$

$$E\{n_j(x)\} = 0$$

$$E\{n_j(x) n_k(y)\} = \sigma_n^2 \delta_{jk} \delta(x - y) \qquad (6.4)$$

ここで、β_0は分散関係のグラフの傾きによって定まる定数であり、相対不応期内においては正の値を持つ。

式（6.3）は、間隔系列: $T_j(x)$についての、白色雑音項を含む線形系であり、ベクトル表現あるいはｚ変換などを用いて形式的に解くことができる（付6．1）。そして、距離: X伝搬後の間隔系列（$T_j(X)$）の相関関数: $r_k(X)$、およびパワースペクトル: $S(\omega;X)$は、次式のように得られる。

$$r_k(X) = E\{[T_j(X) - T_m][T_{j-k}(X) - T_m]\}$$
$$= \sum_{-\infty<j<\infty} r_j(0)\exp(-2\beta_0 X) I_{j-k}(2\beta_0 X) + \sigma_n^2/\beta_0 [\delta_{k0} - \exp(-2\beta_0 X) I_k(2\beta_0 X)]$$

$$I_k(z) = \sum_{j=0}^{\infty} (z/2)^{2j+k} / [j!(j+k)!]$$
：第１種変形Ｂｅｓｓｅｌ関数　(6.5)

$$S(\omega;X) = \sum_{-\infty<k<\infty} r_k(X) e^{-jk\omega}$$
$$= S(\omega;0)|H(e^{j\omega};X)|^2 + S_N(\omega;X)$$

$$|H(e^{j\omega};X)|^2 = \exp\{-2\beta_0 X[1 - \cos(\omega)]\}$$

$$S_N(\omega;X)=\sigma_n^2/\beta_2\cdot[1-\exp\{-2\beta_2X[1-\cos(\omega)]\}] \qquad (6.6)$$

式（６.５）（６.６）において、右辺の第１項は伝搬前の間隔系列（$T_j(0)$）の相関の変化であり、雑音の無い場合のものと同じである。そして、右辺の第２項が、雑音によって生じる変動の相関である。

６．２．２　雑音による変動の性質

ここで、伝搬前のパルス列として周期パルス列（等間隔パルス列）を考え（$T_j(0)=T_0$，$r_k(0)=0$，$S(\omega;0)=0$）、第２項の雑音により生じる変動のみについて見ることにする。

まず、T_0が相対不応期よりも十分大きい場合には、式（６.３）で$\beta_2=0$とすれば直接に分かるように、伝搬後の間隔系列:$T_j(X)$は、白色雑音系列:$\int_0^X n_j(x)dx$の１階差分となる（個々のパルスの伝搬時間:$t_j(X)$が独立）。従って、パワースペクトルは次式のようになる。

$$S_N(\omega;X)=2\sigma_n^2X[1-\cos(\omega)] \qquad (6.7)$$

すなわち、パワースペクトルはその大きさが伝搬距離:Xに比例して増大するだけで、その形は変化しない（$\propto 1-\cos(\omega)$）。

それに対して、T_0が相対不応期内にあるとき（$\beta_2>0$）には、式（６.６）によれば、間隔系列のパワースペクトルは、Xが小さなときには式（６.７）で近似されるが、Xが増大するにつれ高周波側から平坦化していく。そして、$X\to\infty$において$S_N(\omega;X)\to\sigma_n^2/\beta_2$となることが分かる。すなわち、間隔系列は、パルス列の伝搬に伴い、１階差分系列から白色雑音系列（分散:σ_n^2/β_2）へと変化する。

６．２．３　雑音の相関の影響

ところで、実際の神経線維においては、膜電流・電圧雑音にはＬｏｒｅｎｔｚ型＋１／ｆ型の時間的相関が存在する[7][152]。また、確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおいても、静止状態における電位の揺らぎは空間・時間的な相関を有する[142]。

６．２．１においては、パルスの伝搬方程式（式（６.３））における雑音項:$n_j(x)$として式（６.４）のような白色雑音を用いたが、次のように、空間と時間とを分離した形で雑音の相関を扱うことができる。

$$E\{n_j(x)n_k(y)\}=r_{N,k-j}\cdot r_x(x-y) \qquad (6.8)$$

ここで、r_{Nk}は雑音の時間的相関に対応し（$t=kT_0$として）、$r_x(x)$は空間的相関に対応する。

時間相関は、付６．１において、$R_N=(r_{Nk})$として考えれば良い。間隔系列のパワースペクトルの雑音による部分（$S_N(\omega;X)$）は、次のように、σ_n^2を雑音のパワースペクトル:$R_N(\omega)$で置き換えたものになる。

$$S_N(\omega;X)=R_N(\omega)/\beta_2\cdot[1-\exp\{-2\beta_2X[1-\cos(\omega)]\}]$$

$$R_N(\omega)=\sum_{-\infty<k<\infty} r_{Nk}\,e^{-ik\omega} \qquad (6.9)$$

すなわち、雑音の時間相関は、間隔系列の相関にそのまま（比例して）現れることになる。

次に、空間相関については、特に相関が次の式（６.１０）のように指数関数的に減衰する場合[57]には、式（６.１１）のように$S_N(\omega;X)$が得られる。

$$r_1(x)=\gamma/2\cdot\exp(-\gamma|x|) \tag{6.10}$$

$$\begin{aligned}S_N(\omega;X)=\sigma_n^2\gamma(&\{\gamma+\beta_e[1-\cos(\omega)]\}/\{\gamma^2+2\gamma\beta_e[1-\cos(\omega)]\\&+2\beta_e^2[1-\cos(\omega)]\}/\beta_e\\&+\exp\{-2\beta_e X[1-\cos(\omega)]\}\{\gamma-\beta_e[1-\cos(\omega)]\}\\&/\{\gamma^2-2\gamma\beta_e[1-\cos(\omega)]+2\beta_e^2[1-\cos(\omega)]\}/\beta_e\\&+2\exp(-X\{\gamma+\beta_e[1-\cos(\omega)]\})\{\cos[\beta_e X\sin(\omega)]\\&\quad\cdot\{\gamma^2-2\beta_e^2[1-\cos(\omega)]\}\\&-2\gamma\beta_e\sin(\omega)\sin[\beta_e X\sin(\omega)]\}[1-\cos(\omega)]\\&/\{\gamma^2+2\gamma\beta_e[1-\cos(\omega)]+2\beta_e^2[1-\cos(\omega)]\}\\&/\{\gamma^2-2\gamma\beta_e[1-\cos(\omega)]+2\beta_e^2[1-\cos(\omega)]\})\end{aligned} \tag{6.11}$$

ここで、γは神経線維の空間定数の逆数である（$\gamma=1/\lambda$）。式（６．１１）を数値計算すれば、そのグラフは、定性的には式（６．６）のものに似たものとなることが分かる。

６．３　周期パルス列の変動

６．３．１　確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルのシミュレーション

６．２において、雑音項を持つパルスの伝搬方程式（式（６．３））により、伝搬に伴う間隔系列のパワースペクトルの変化は式（６．６）で近似されることが導かれた。特に、入力系列が周期パルス列（等間隔パルス列）であるとき、伝搬後の間隔系列のパワースペクトルは、次式のようになる。

$$S(\omega;X)=\sigma_n^2/\beta_e\cdot[1-\exp\{-2\beta_e X[1-\cos(\omega)]\}] \tag{6.12}$$

ここでは、確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデル（白色雑音モデル（５．２．１））を用いたシミュレーションにより、式（６．１２）が良く成り立つことを示す。

第５章で見たように、確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおいてパルス伝搬時間の分散は神経線維の半径:ａに反比例するため、ここでもａ＝０．１μmとして細い線維を対象とする。また、神経線維の全長は、１０１$\lambda\simeq$１４mmとした（λは神経線維の空間定数で、$\lambda\simeq$０．１４mmである）。そして、１端（ｘ＝０）に周期的な電流パルス刺激を与えることによりパルス列を発生、伝搬させる。相対不応期内（図６．１）の周期パルス列について見るために、刺激パルスの間隔:T_s＝８msecとした。このとき、刺激パルスに対して伝搬パルスは１対１で発生する（すなわち、$T_j(0)$＝８msecとなる）。合計１１００個のパルスを与えて、最初の７５個を除いた１０２４個の伝搬後の間隔系列:$T_j(X)$（７７≦ｊ≦１１００）を用い、ＦＦＴによりパワースペクトルを求めた。

図６．２に、伝搬パルスの空間波形（膜電位:Ｖ(ｘ，ｔ)）を示す。特にパルス（活動電位）の後の回復過程において、雑音による波形の乱れが見られる。

図６．３は、Ｘ＝λ，１０λ，１００λにおける間隔系列:$T_j(X)$である。λから１０λまで伝搬する間には、明らかに間隔系列の変動が増大している（$T_j(\lambda)$と$T_j(10\lambda)$）。しかし、Ｘ＝１０λのもの（$T_j(10\lambda)$）とＸ＝１００λのもの（$T_j(100\lambda)$）とでは、変動の大きさがほとんど変わらない。実際、間隔系列の標準偏差:$r_\theta(X)^{1/2}$の値は、それぞれ、$r_\theta(\lambda)^{1/2}\simeq 15\,\mu$sec，$r_\theta(10\lambda)^{1/2}\simeq 32\,\mu$sec，$r_\theta(100\lambda)^{1/2}\simeq 35\,\mu$secである。このような変化は、パルスの伝搬方程式から導かれた性質と一致している。すなわち、T_sが相対不応期外にある場合（$\beta_e=0$）には間隔系列の分散は伝搬距離（Ｘ）に比例して増大する（$r_\theta(X)\propto X$）のに対して、相対不応期内において（$\beta_e>0$）は伝搬につれて一定値に漸近する（$r_\theta(X)\rightarrow\sigma_n^2/\beta_e$）。

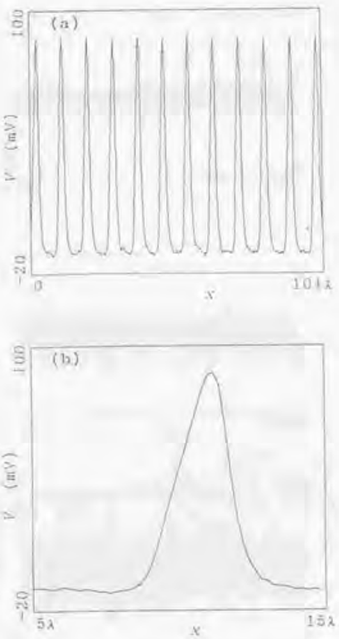


図6.2　確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルのパルス列の空間波形
（膜電位:ｖ　vs　軸索方向の位置:ｘ）
(a)$0 \leqq x \leqq 101\lambda$　(b)$5\lambda \leqq x \leqq 15\lambda$
Fig. 6.2. Samples of propagated action potentials in the stochastic Hodgkin-Huxley model.

そして、図６．４に、間隔系列のパワースペクトル:$S(\omega;X)$（$X=\lambda$，10λ，100λ）を示した。実線は、シミュレーション結果（図６．３）から推定したものである。また、破線は、式（６．１２）による近似である。ここで、β_2の値は図６．１の分散関係のグラフから$\beta_2=\theta(T_s)^{-2}\cdot d\theta(T_s)/dT \simeq 1.4\,\mathrm{mm}^{-1}$　（$T_s=8\,\mathrm{msec}$）とし、σ_n^2の値はパワースペクトルのグラフの目での一致により$\sigma_n^2=1.0\times10^3\,\mu\mathrm{sec}^2/\mathrm{mm}$とした。$X=\lambda$におけるパワースペクトル（$S(\omega;\lambda)$）は、$1-\cos(\omega)$にほぼ比例している。それに対して、Ｘが増大するにつれ（$X=10\lambda$，100λ）、パワースペクトルの形は、高周波側から平坦になっていくことが分かる。そして、式（６．１２）によるグラフは、シミュレーション結果に良く一致している。

なお、低周波領域（$\omega<10^{-2}\pi$）においてシミュレーションによるもののグラフが平坦になっているのは、１階差分型系列を対象としたときのスペクトル推定における偏差によるものと考えられる。すなわち、分散:σ^2の白色雑音系列の１階差分型のデータに対しては、Ｎをデータの個数とすると、大きさ:$2\sigma^2/N$の白色スペクトルが加わった形になる。実際、図６．４では$N=1024$であるが、$N=4096$として行うと低周波領域の平坦な部分のパワーは低下する。

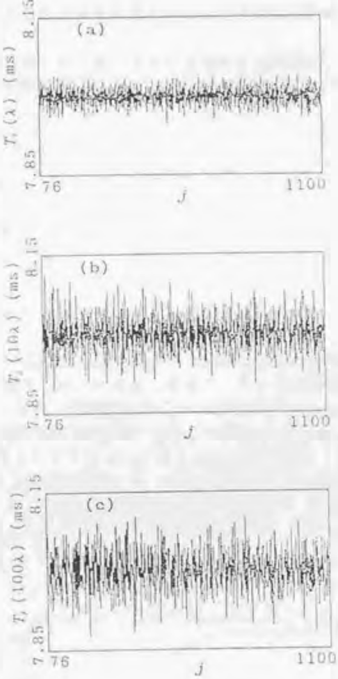


図6.3 周期パルス列のパルス間隔系列: $T_j(X)$の変化 (a)$X=\lambda$ (b)$X=10\lambda$ (c)$X=100\lambda$

Fig. 6.3. Changes in the interspike intervals $T_j(X)$.

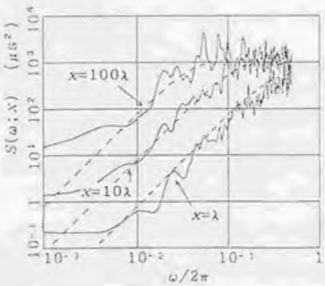


図6.4 周期パルス列の間隔系列のパワースペクトル: $S(\omega;X)$ ($X=\lambda$, 10λ, 100λ)

実線:シミュレーション 破線:式(6.12)による近似

Fig. 6.4. Power spectra $S(\omega;X)$ of the interspike intervals.

6. 3. 2 確率的FitzHugh−Nagumoモデルのシミュレーション

ここでは、確率的Hodgkin−Huxleyモデルと同様に、FitzHugh−Nagumoモデルにおいて雑音項: $g(x,t)$ を付加した次式のようなモデルを考える。

$$v_t = v_{xx} + f(v) - w$$

$$w_t = b(v - dw) + g$$

$$f(v) = -v(v-a)(v-1)$$

$$E\{g(x,t)\} = 0$$

$$E\{g(x,t)g(x+y,t+s)\} = \sigma_n^2 \delta(y)\delta(s) \qquad (6.13)$$

これは、南雲の能動線路[99]においては、各ノードに電圧雑音源を加えたものとなる。このようなモデルとしては、空間固定の場合には、van der Pol型発振回路+雑音として同種のものが広く研究されている[135]。また、空間結合系についての解析もあるが[124]~[149]、単安定系における伝搬パルス列を扱ったものは著者の知る限りではこれまでには無い。

図6.5に、雑音の無いFitzHugh−Nagumoモデル（$g(x,t)=0$）における、周期パルス列における分散関係（伝搬速度: θ vs パルス間隔: T）を示す。各パラメータの値は、$a=0.2$, $b=0.003$, $d=2.5$である。そして、図6.6には、vとwの空間波形の例を示した。FitzHugh−Nagumoモデルにおける固有波形に、雑音による乱れが加わったものとなっている。

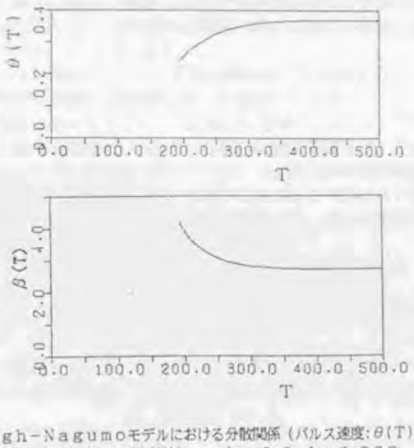


図6.5 FitzHugh−Nagumoモデルにおける分散関係（パルス速度: θ(T) vs パルス間隔: T）および速度の逆数: β(T)（$=1/\theta$(T)）　($a=0.2$, $b=0.003$, $d=2.5$)
Fig. 6.5. Dispersion relation in the FitzHugh-Nagumo model.

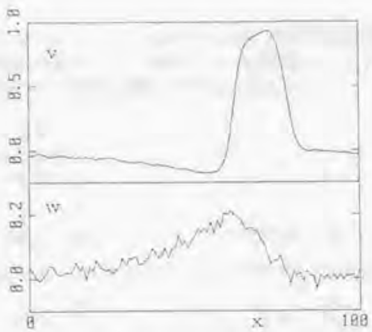


図6.6　確率的FitzHugh－Nagumoモデルにおけるv，wの空間波形
Fig. 6.6. Spatial forms of v and w in the stochastic FitzHugh-Nagumo model.

ここでは、この確率的FitzHugh－Nagumoモデルにおける周期パルス列の変化についてのシミュレーション結果を示す。数値計算には、△x＝1.0、△t＝0.4として差分化し、陽解法を用いた。また、雑音の標準偏差:σ_n＝0.001とした。これは、個々のパルスが安定に伝搬し得る範囲内（雑音によるパルスの自然発生・消滅が起こらない）で、できるだけ大きな値にしている。

x＝0における刺激パルス列として、パルス間隔:T_0＝250，300，500の3つの周期パルス列を用いた。（個々の刺激パルスは、幅:4.0、大きさ:1.0の矩形パルスとした。）そして、それぞれの周期パルス列について、X＝100，400における間隔系列:$T_j(X)$（1≦j≦5200）を求めた。なお、$T_j(X)$にはステップ応答に対応する過渡的変化が存在するが、雑音の無い場合には、T_0＝250、X＝400において、10番目の間隔以降はほぼ定常状態に達していると見なすことができる（$T_j(400)$＝250　（j≧10））。

図6.7には、$T_j(X)$の1部を示した。いずれの場合も、T_0のまわりにランダムな変動が生じる。変動の大きさは、T_0が大きい場合には伝搬に伴って増大している。

図6.8には、$T_j(X)$のパワースペクトル:$S(\omega;X)$を示した。（1024点FFTの5回の加算平均による。なお、$T_j(X)$の最初の80個は、過渡的変化の影響を除くために計算には用いていない。）いずれも、高周波側（$\omega\simeq\pi$）が大きくなっており、系列に負の相関が生じていることが分かる。相対不応期外であるT_0＝500の場合には、$S(\omega;X)\propto X(1-\cos(\omega))$として良く近似される。それに対して、相対不応期内のT_0＝250，300の場合には、Xの増加につれ、高周波側が平坦になり$S(\pi;X)$は一定値（各々、≃50、≃100）に近づく。

図6.8の破線は、T_0＝250，300に対して式（6.12）を用いて、また、T_0＝500に対して式（6.7）を用いて、シミュレーション結果を近似したものである。いずれもシミュレーション結果と高周波側において良く一致している。（シミュレーションから得られたパワースペクトルのグラフが低周波側（$\omega\sim 0$）において平坦になっているのは、6．3．1と同様にデータ長が有限であることによるスペクトル推定上の偏差の影響であると考えられる。）なお、β_0には、雑音の無い場合のFitzHugh－Nagumoモデルのシミュレーションから得られる次のような値を用いている。

$$
\begin{aligned}
\beta_0 &\simeq 9\times 10^{-3} && (T_0=250)\\
&\simeq 3\times 10^{-4} && (T_0=300)\\
&\simeq 0 && (T_0=500)
\end{aligned}
$$

また、σ_n^2の値は直接に得ることができないので、目によるグラフの一致により、次のように定めて

いる。ここで、確率的ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルの雑音項の分散（σ_v^2）が同じでも、パルスの伝搬方程式の雑音項の分散（σ_n^2）の値は、パルス間隔（T_s）によって異なったものになる。すなわち、パルス間隔が小さいほど雑音の影響は大きなものとなる。

$$
\begin{aligned}
\sigma_n^2 &= 0.45 \quad (T_s = 250) \\
&= 0.30 \quad (T_s = 300) \\
&= 0.25 \quad (T_s = 500)
\end{aligned}
$$

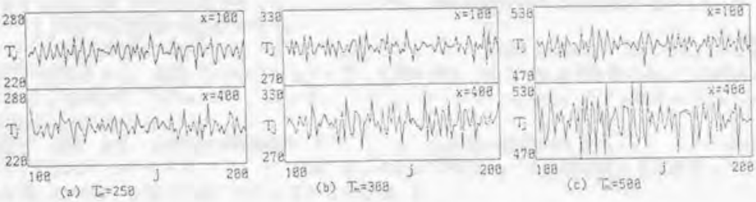


図６．７　周期パルス列の間隔系列：$T_j(X)$の変化　（Ｘ＝１００，４００　１００＜ｊ≦２００）
Fig. 6.7. Changes in the interspike intervals $T_j(X)$.

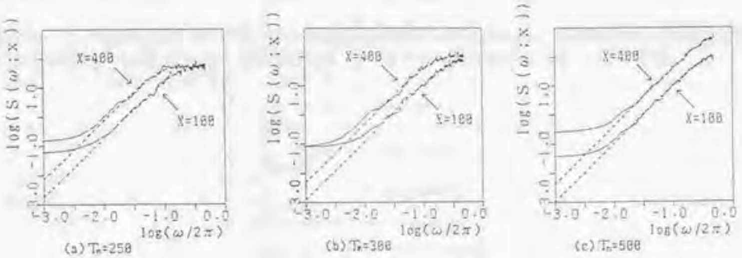


図６．８　周期パルス列の間隔系列のパワースペクトル：Ｓ(ω:Ｘ)　（Ｘ＝１００，４００）
実線：シミュレーション　破線：式（６．１２）、（６．７）
Fig. 6.8. Power spectra S(ω:X) of the interspike intervals.

このように、確率的ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいても、確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルの場合（６．３．１）と同様に、周期パルス列の雑音による変動は、雑音項を持つパルスの伝搬方程式によって良く近似される。

６．４　伝搬前後の相互相関

６．４．１　白色雑音系列の変化

６．２で示したような雑音項を持つ線形系としての表式によれば，間隔系列に雑音による変動が加わることにより、伝搬距離が増大するにつれて伝搬前の間隔系列と伝搬後の間隔系列との相互相関が低下することになる。ここでは、間隔系列の相互相関について、確率的ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルを用いたシミュレーションを行い、その結果とパルスの伝搬方程式（６．２、付６．１）に基づく表式との比較を行う。

モデルと数値計算の方法は、６．３．２と同じである。ここでは、刺激パルス列として、その間隔系列が平均:２５０、分散:５０のＧａｕｓｓ型白色雑音系列に従うパルス列を用いた。この場合，式（6.6）において、$S(\omega;0)=\sigma_n^2/\beta_2$（＝５０）としたことになる。以下に示すように、この分散の値には意味がある。

まず、図6.9に、伝搬前の間隔系列（$T_n(0)$）と、伝搬後の間隔系列（$T_n(X)$，X＝１００，４００）のパワースペクトル:$S(\omega;X)$を示した。$S(\omega;X)$の形は、伝搬後もほとんど変化していない。（なお、図では１０倍ずつ縦にずらして示してある。）

式（6.6）によれば、$S(\omega;X)$は、次のように、Xに依らない白色雑音スペクトルとして近似されることが分かる。

$$S(\omega;X)=\sigma_n^2/\beta_2 \tag{6.14}$$

すなわち、$T_n(0)$が分散:σ_n^2/β_2なる白色雑音系列である場合には、入力系列の減衰と雑音によって生じる変動が打ち消し合って，間隔系列のパワースペクトルは変化しないことになる。

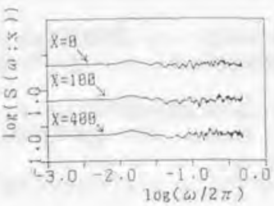


図6.9　白色雑音系列のパワースペクトル:$S(\omega;X)$　（X＝０，１００，４００）
X＝１００，４００におけるグラフは１０倍づつ下にずらしてある。
Fig. 6.9. Power spectra $S(\omega;X)$ of the interspike intervals.

次に、伝搬前後の間隔系列の相互相関について見る。図６．１０に、$T_n(0)$と$T_n(100)$との間のコヒーレンス:$\gamma(\omega;0,100)$、および位相:$\theta(\omega;0,100)$を示した。コヒーレンスは高周波側において小さくなり、位相にも遅れが見られる。

パルスの伝搬方程式によれば、付６．１の式（6.A10）から、$\gamma(\omega;0,X)$、および、$\theta(\omega;0,X)$は、次式のように得られる。

$$\gamma(\omega;0,X)=\exp\{-2\beta_2 X[1-\cos(\omega)]\} \tag{6.15}$$

$$\theta(\omega;0,X)=-\beta_2 X\sin(\omega) \tag{6.16}$$

すなわち、コヒーレンスと位相は、それぞれ、雑音が無い場合の系の振幅および位相特性に等しい（

$\gamma=|H|^2$, $\theta=\angle H$)。図6.10の破線のグラフは、式(6.15)(6.16)によるものである。γは、シミュレーションから得たものと良く一致している。しかし、θについては、シミュレーションによるものは高周波側においてずれが大きい。これは、θの推定値の偏差の2乗平均が$1/\gamma-1$となるため、γの値が小さくなる高周波側で推定値の変動が大きくなることによる。

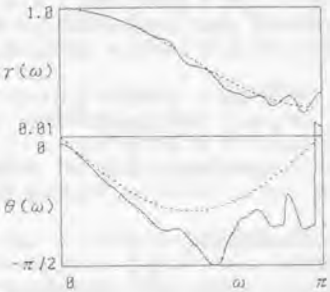


図6.10　x=0とx=100とにおける間隔系列のコヒーレンス:$\gamma(\omega)$、位相:$\theta(\omega)$
実線:シミュレーション　破線:式(6.15)(6.16)
Fig. 6.10. Coherence $\gamma(\omega)$ and phase $\theta(\omega)$ of the interspike intervals $T_j(0)$ and $T_j(100)$.

6．4．2　伝搬前後の間隔系列の相互情報量

ここでは、伝搬前後の間隔系列の相互情報量によって雑音の影響を評価することを考える。なお、これまでと同様に、$T_j(0)$の分散が十分小さく、パルスの線形伝搬方程式(式(6.3))が適用できる場合を考える。
間隔系列(T_j)と雑音系列(n_j)とに正規性を仮定すれば、式(6.6)のスペクトル表示を用いることにより、T_j 1個当たりの相互情報量:$I(X,\sigma_n,\beta_2)$は、次のように表される[93][112]。

$$I(X,\sigma_n,\beta_2)=1/\pi\int_0^{\pi}\log\{S(\omega;0)|H(e^{j\omega};X)|^2/S_N(\omega;X)+1\}d\omega \qquad (6.17)$$

以下では、特に、入力間隔系列($T_j(0)$)を分散:σ_s^2の白色雑音系列とする($S(\omega;0)=\sigma_s^2$)。
式(6.17)の右辺の積分を数値計算すると、Iは、3つのパラメータ:X(伝搬距離),σ_n(雑音の標準偏差),β_2(相互作用の係数)のいずれについても単調減少となることが分かる。Xとσ_nについては当然であると考えられるが、β_2については、β_2が大きいときには、雑音は小さくなるが、信号も減衰により小さくなるため、結果としてIは小さくなる。特に、$\beta_2=0$のとき、すなわち相対不応期の外においては、$|H(e^{j\omega};X)|=1$および式(6.7)により、Iは次のようになる。

$$I(X,\sigma_n,0)=\log\{K+1+[K(K+2)]^{1/2}\}$$

$$K=\sigma_s^2/\{2X\sigma_n^2\} \qquad (6.18)$$

(なお、σ_sの値によってもIのグラフは変化するが、その定性的な性質は変わらない。)
次に、入力系列の平均:$E\{T_j(0)\}=T_s$とすると、T_sの関数として単位時間当たりの相互情報量:$I_T(T_s;X,\sigma_n)$を、次のように定義することができる。

$$I_T(T_m;X,\sigma_n)=I(X,\sigma_n,-d\beta(T_m)/dT)/T_m \qquad (6.19)$$

ここで、$\beta_e=-d\beta(T_m)/dT$と近似している。

図6.5の分散関係：$\beta(T)$を指数関数で近似して$-d\beta(T_m)/dT$を求め、数値計算により得た$I_T(T_m;\sigma_n)$のグラフを、図6.11に示した。（なお、ここでは、雑音の大きさ（σ_n）には、T_mによらずに一定値を用いている。）I_Tには、極大値：$I_T(T_{max};\sigma_n)$が存在する。相対不応期の影響を考慮しなければ、I_Tは単にT_mに反比例するものとなる。それに対して、実際には相対不応期内の分散関係が存在するため、平滑化と雑音とのトレードオフによって最適な信号の伝送速度（平均パルス間隔）が定まることになる。

最適間隔の値は、雑音の大きさによって異なる。I_Tの数値計算によれば、雑音が大きくても小さくても（$\sigma_n\to 0$，∞のとき）、最適間隔は小さくなる（$T_{max}\to 0$）。その場合、絶対不応期により最小間隔が定まる。一方、シミュレーションから得られているσ_nの値（0.1～1）においては、絶対不応期よりも大きめの間隔を用いた方が最適な伝送が行われることになる。但し、6．3．2で見たように、σ_nの値はT_mの値により異なる（$\sigma_n=\sigma_n(T_m)$）ので、最適間隔の推定にはそのことを考慮に入れる必要がある。

なお、最初にも述べたように、ここで考えている最適間隔は信号がパルス列の各間隔の小さな変動として符号化されているという場合についてのものである。すなわち、ここでの相互情報量は分散関係を平均間隔の回りで局所的に線形近似して得たものであり、広い範囲にわたって分布する間隔系列に対して適用することはできない。

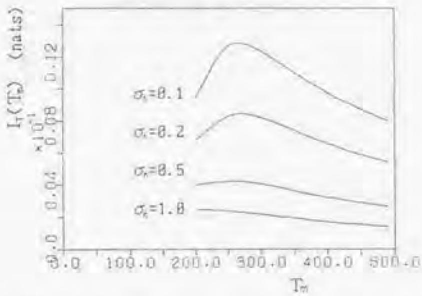


図6.11　伝搬前後の間隔系列の単位時間当たりの相互情報量：$I_T(T_m)$
（T_m：パルス間隔の平均値、$X=100$，$\sigma_s^2=50$）
Fig. 6.11. Mutual information $I_T(T_m)$ of the interspike intervals $T_i(0)$ and $T_i(100)$.

６．５　むすび

雑音と相対不応期によって生じる伝搬に伴う間隔系列の相関の変化は、有色雑音の加わった線形系として近似できることを、パルスの伝搬方程式に基づいて示した。すなわち、伝搬後の間隔系列は、相対不応期による系の伝達特性による変化に加えて、雑音による変動が重畳された形となる。

雑音により生じる間隔系列の変動は伝搬につれて増大するが、同時に、相対不応期内の分散関係によって平滑化されていく。例えば、周期パルス列（等間隔パルス列）を考えると、その間隔が相対不応期よりも大きい場合には、雑音により生じる間隔系列の変動の分散は伝搬距離：Xに比例して増大し、白色雑音の１階差分型系列（パワースペクトル：$S(\omega;X)\propto 1-\cos(\omega)$）の相関が生じることになる。それに対して、相対不応期内においては、相関は１階差分型系列から白色雑音系列へと変化し、分散も一定値に漸近する（$S(\omega;X)\to\sigma_{\varepsilon}^{2}/\beta_{3}$）。

そして、このような間隔系列のパワースペクトルの形の変化は、確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルおよび確率的ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルのシミュレーション結果と良く一致することを見た。

また、雑音によって伝搬前後の間隔系列の相互相関は伝搬に伴って低下することになる。言い換えれば、信号がパルスの間隔系列として符号化されているとき、その情報は伝搬に伴って失われていく。その場合、伝搬前後のパルス列の単位時間当りの相互情報量を最大にするような平均パルス間隔が存在し、それが雑音の大きさと分散関係のグラフから定まることを示した。

付６．１　雑音項を持つ線形伝搬方程式の特性

ここでは、雑音の存在する場合のパルスの線形伝搬方程式（式（６．３））から導かれる、パルス間隔系列の変化の特性を示す。以下では、間隔系列: $T_j(x)$ $(-\infty<j<\infty)$ を∞次元ベクトル: $T(x)$で表し、次のようなベクトル方程式を考える。（なお、ここでは、簡単のため、$E\{T_j(0)\}=0$としておく（$T_j(0)\leftarrow T_j(0)-E\{T_j(0)\}$）。）

$$dT(x)/dx=AT(x)+Bn(x) \qquad (0\leqq x\leqq X)$$

$$T(x)={}^t(\cdots,T_{-1}(x),T_0(x),T_1(x),\cdots)$$

$$n(x)={}^t(\cdots,n_{-1}(x),n_0(x),n_1(x),\cdots)$$

$$E\{n(x)\}=0$$

$$E\{n(x)^t n(x)\}=R_N \qquad (6.A1)$$

ここで、係数行列: A，B、および雑音の分散共分散行列: R_Nを次のようにおくと、式（６．３）（６．４）に対応する。

$$A=-\beta_2\begin{bmatrix} \ddots & & & & \\ & 1 & & \text{\Large 0} & \\ & -1, & 1, & & \\ & \text{\Large 0} & -1, & 1 & \\ & & & & \ddots \end{bmatrix}$$

$$B=\begin{bmatrix} \ddots & & & & \\ & 1 & & \text{\Large 0} & \\ & -1, & 1, & & \\ & \text{\Large 0} & -1, & 1 & \\ & & & & \ddots \end{bmatrix}$$

$$R_N=\sigma_n^2 I \qquad (I:\infty\text{次単位正方行列}) \qquad (6.A2)$$

ここでは、より一般的な場合として、系の定常性のみを仮定して、各行列（A，B，R_N）がＴｏｅｐｌｉｔｚ型である場合を扱う。そして、行列の各要素を小文字で表し、そのＦｏｕｒｉｅｒ変換をω（$e^{i\omega}$）の関数として、次のように表す。

$$A=(a_{i-j})=(a_k) \qquad (k=i-j) \qquad (6.A3)$$

$$A(e^{i\omega})=\sum_{-\infty<k<\infty} a_k e^{-ik\omega} \qquad (6.A4)$$

式（６．Ａ１）の解: $T(x)$、および分散共分散行列: $R(x)$は、次のように表される[120]。

$$T(x)=H(x)T(0)+\int_0^x H(x-y)Bn(y)dy$$

$$H(x)=\exp(Ax) \qquad (6.A5)$$

$$
\begin{aligned}
R(x) &= E\{T(x)\,{}^{t}T(x)\} \\
&= H(x)R(0)\,{}^{t}H(x) + \int_0^x H(x-y)BN\,{}^{t}B\,{}^{t}H(x-y)\,dy \\
&= \exp[(A+{}^{t}A)x]R(0) + \{-I+\exp[(A+{}^{t}A)x]\}(A+{}^{t}A)^{-1}BR_N\,{}^{t}B
\end{aligned}
\tag{6.A6}
$$

ここで、$R(x)$の要素:$r_k(x)$が、$T_j(x)$の自己相関関数:$E\{T_j(x)T_{j+k}(x)\}$に当たる。これから、$T_j(x)$のパワースペクトル:$S(\omega;x)$は、次のように得られる。

$$
\begin{aligned}
S(\omega;x) &= \sum_{-\infty<k<\infty} r_k(x)e^{-ik\omega} \\
&= S(\omega;0)|H(e^{i\omega};x)|^2 + S_N(\omega;x)
\end{aligned}
$$

$$H(e^{i\omega};x)=\exp(xA(e^{i\omega}))$$

$$|H(e^{i\omega};x)|^2=\exp\{x[A(e^{i\omega})+{}^{t}A(e^{i\omega})]\}$$

$$S_N(\omega;x)=(1-|H(e^{i\omega};x)|^2)|B(e^{i\omega})|^2R_N(e^{i\omega})/[A(e^{i\omega})+{}^{t}A(e^{i\omega})] \tag{6.A7}$$

$H(e^{i\omega};x)$は、雑音が無い場合の系の伝達関数であり、$S_N(\omega;x)$が、雑音による変動のパワースペクトルを与える。

式(6.A6)(6.A7)に式(6.A2)から得られる$A(e^{i\omega})$, $B(e^{i\omega})$, $R_N(e^{i\omega})$を代入すれば、式(6.5)(6.6)が得られる。

また、$T(x)$と$T(x+y)$との間の相関関数行列:$R(x,x+y)$は、次のように表される[13]。

$$
\begin{aligned}
R(x,x+y) &= E\{T(x)\,{}^{t}T(x+y)\} \\
&= R(x)\,{}^{t}H(y) && (y\geqq 0) \\
&= H(-y)R(x+y) && (y<0)
\end{aligned}
\tag{6.A8}
$$

この要素:$r_k(x,x+y)$が、$T_j(x)$と$T_j(x+y)$との間の相互相関関数:$E_j\{T_j(x)T_{j+k}(x+y)\}$に当たる。そして、$T_j(x)$と$T_j(x+y)$のクロススペクトル:$S(\omega;x,x+y)$、コヒーレンス:$\gamma(\omega;x,x+y)$、および位相:$\theta(\omega;x,x+y)$は、次のように表される。

$$
\begin{aligned}
S(\omega;x,x+y) &= \sum_{-\infty<k<\infty} r_k(x,x+y)\exp(-ik\omega) \\
&= S(\omega;x)H(e^{i\omega};y) && (y\geqq 0) \\
&= S(\omega;x+y)H(e^{i\omega};-y) && (y<0)
\end{aligned}
\tag{6.A9}
$$

$$
\begin{aligned}
\gamma(\omega;x,x+y) &= |S(\omega;x,x+y)|^2/S(\omega;x)S(\omega;x+y) \\
&= S(\omega;x)|H(e^{i\omega};y)|^2/S(\omega;x+y) && (y\geqq 0) \\
&= S(\omega;x+y)|H(e^{i\omega};-y)|^2/S(\omega;x) && (y<0)
\end{aligned}
\tag{6.A10}
$$

$$
\begin{aligned}
\theta(\omega;x,x+y) &= \angle S(\omega;x,x+y) \\
&= \angle H(e^{i\omega};y) && (y\geqq 0) \\
&= \angle H(e^{i\omega};-y) && (y<0)
\end{aligned}
\tag{6.A11}
$$

式（6.A10）（6.A11）において式（6.A2）のA，B，R_Nを用いれば、式（6.15）（6.16）が得られる。

第7章　おわりに

7．1　結果のまとめ

本研究では、興奮性媒質上のパルス列の伝搬に伴う変化を、信号理論の観点からパルス間隔系列に対する伝送系（フィルタ）として定式化し、その伝達特性について調べた。そして、間隔系列の変化（$T_j(0)\rightarrow T_j(X)$）は、線形近似の範囲内で、次のような雑音項を含むパルスの伝搬方程式によって良く記述されることを示した。

$$dT(x)/dx = AT(x) + Bn(x) \qquad (0 \leqq x \leqq X)$$

$T(x) = {}^t(\cdots, T_{-1}(x), T_0(x), T_1(x), \cdots)$：間隔系列

A：パルス間の相互作用の大きさを表すＴｏｅｐｌｉｔｚ型行列（$(a_{ij}) = (a_k)$, $k = i - j$）

$n(x) = {}^t(\cdots, n_{-1}(x), n_0(x), n_1(x), \cdots)$：雑音系列

$$B = \begin{bmatrix} \ddots & & & 0 \\ \cdot & 1 & & \\ & -1, & 1, & \\ & & -1, & 1 \\ 0 & & & \ddots \end{bmatrix} \quad \text{（差分行列）}$$

$$E\{n(x)\} = 0$$
$$E\{n(x)^t n(x)\} = R_N \qquad (7.1)$$

第2章で扱った相対不応期内の分散関係に基づくｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式は、雑音項が無く、係数行列の非零要素が次式のように、$A = (a_{ij}) = -\beta_2$（$i = j$），$= \beta_2$（$i - 1 = j$）のみである場合に相当する。

$$A = -\beta_2 \begin{bmatrix} \ddots & & & 0 \\ \cdot & 1 & & \\ & -1, & 1, & \\ 0 & & -1, & 1 \\ & & & \ddots \end{bmatrix} \qquad (7.2)$$

そして、第4章では、係数行列を次のように上三角成分が0であるＴｏｅｐｌｉｔｚ型のものに拡張することにより、順応型変数の影響を取り込めることを示した。

$$A = \begin{bmatrix} \ddots & & & & 0 \\ \cdot & a_0 & & & \\ \cdot & a_1, & a_0 & & \\ \cdot & a_2, & a_1, & a_0 & \\ \cdot & \cdot & a_2, & a_1, & a_0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \ddots \end{bmatrix} \qquad \left(\sum_{j=0}^{\infty} a_j = 0\right) \qquad (7.3)$$

更に、第5章と第6章において、媒質上の雑音の影響が雑音項（$n(x)$）を加えることにより考慮できることを見た。その場合、雑音のみを考えるときには、相互作用行列：$A = 0$となる。また、雑音に

よる個々のパルスの伝搬時間の揺らぎは、パルス間隔に対しては１階差分の形で影響するため、Ｂは差分行列となる。

パルスの伝搬方程式（式（７.１））は、様々な分野で応用されている線形確率微分方程式系[24][106][122]に他ならない（但し、ここではｘが時間変数に対応している）。また、確率過程論においては、マルコフ跳躍過程（出生死滅過程など）を記述するマスター方程式が類似の形式を持つ[24]。あるいは、空間・時間的点過程[3]の１つのモデルにも相当する。本研究では、これらの分野で用いられている解析手法をそのまま適用したものである。

しかしながら、本研究での新しい観点は、変数ベクトル（$T(x)$）の要素（パルス間隔系列：$\{T_i(x)\}$）が、離散的確率過程としての意味を持っていることである。すなわち、本研究は、式（７.１）を確率系列の変化を記述する方程式として適用し、その伝達関数の表式、系列のパワースペクトルの変化の特性などを導いたものである。

ここで、式（７.１）から導かれる系の特性を簡単にまとめておく。

伝達関数:

$$H(z;X)=\exp(XA(z))$$

$$A(z)=\sum_{-N<k<N} a_k z^{-k}$$

$$|H(e^{i\omega};X)|^2=\exp(2X\sum_{-N<k<N} a_k\cos(k\omega))$$

$$\angle H(e^{i\omega};X)=-X\sum_{-N<k<N} a_k\sin(k\omega) \qquad (0\leqq\omega\leqq\pi) \qquad (7.4)$$

系列のパワースペクトル:

$$S(\omega;X)=S(\omega;0)|H(e^{i\omega};X)|^2+S_N(\omega;X)$$

$$S_N(\omega;X)=(1-|H(e^{i\omega};X)|^2)|B(e^{i\omega})|^2R_n(e^{i\omega})/[A(e^{i\omega})+{}^tA(e^{i\omega})] \qquad (7.5)$$

このように、興奮性媒質上の伝搬に伴う変化の特徴は、間隔系列に対する伝達関数が式（７.４）のように指数関数型（非有理型）となることである。そして、パルス間の相互作用の大きさを表す係数（a_i）は、系のケプストラムに対応する。微分方程式系（式（４.１））と指数関数型の伝達関数との対応、および、ケプストラムのこのような意味づけはこれまでに成されておらず、本研究での新しい観点である。

また、指数関数型の伝達関数は、より一般的に、連続な畳み込み型のパラメータ（ここでは、伝搬距離（Ｘ））を持つような系に特徴的なものといえる。実際、伝搬距離を離散化（$\triangle x$）すればその１ステップにおける変化は有理型の伝達関数を持つものとなるが、それを縦続した系の連続体極限（$\triangle x\to 0$）として指数関数型の特性が導かれる。このことは、時間的に連続な信号の伝送回路における集中定数系（有理型）と分布定数系（指数型）との関係と同じである。ここでも、間隔系列を連続体近似すれば式（７.１）は拡散型方程式に帰着し、良く知られたＧａｕｓｓ型の特性が導かれる。すなわち、周波数:$\omega\to 0$の極限においては、伝達関数は$\exp(-\omega^2)$の形で近似される。

そして、このような指数関数型の伝達関数の特徴として、系は最小位相推移特性を有している。また、間隔系列の復元は、雑音の無い場合においてパルスの伝搬方程式をｘについて逆向きに解くことに相当する。すなわち、伝達関数は次の性質を持つ。

$$H(z;X)^{-1}=H(z;-X) \qquad (7.6)$$

そのため、ＭＡ（移動平均）過程とＡＲ（自己回帰）過程としての表式において、両者の係数はｘの符号を反転しただけのものとなる。

$$T_i(X)=\sum_{-N<n<N} h_n(X)\varepsilon_{i-n} \qquad \text{(MA過程)}$$

$$\varepsilon_i = \sum_{-\infty<n<\infty} h_n(-X)\,T_{i-n}(X) \qquad \text{（AR過程）}$$

$h_n(X)$：インパルス応答

ε_i：白色雑音系列 （7.7）

このような伝達特性は従来の工学的フィルタには見られないものであり、興奮性媒質の有する性質の１つとして興味深いものである。

７．２　伝達特性の推定問題への適用

パルス間隔系列の変化を記述する線形伝搬方程式（式（７．１））と、それから導かれる系の伝達関数などの表式（式（７．４）など）において、本質的なパラメータはパルス間の見かけの相互作用の大きさ：$A=(a_i)$である。そして、間隔系列に対する伝達関数は、相互作用の係数と伝搬距離の積（$a_i X$）をケプストラムとする指数関数として表される。そのため、伝達関数の推定においては、一般的に用いられているようなＡＲ過程に基づく有理型のものを仮定することは適当でない。すなわち、その場合には、無限個のパラメータが必要となり、また、伝搬距離の畳み込み性もうまく表現できないことになる。

そして、このような伝達特性は、１次元の興奮性媒質上のパルス伝搬において普遍的なものであると考えられる。なぜなら、パルスの伝搬方程式は、個々のパルスは媒質に固有な波形を持ち異なるものはその伝搬速度のみであること、そして、伝搬速度はその時点の媒質の状態により定まる、という興奮性媒質に特有な性質に基づいたものであるからである。従って、式（７．１）による定式化は、興奮性媒質の反応拡散系としての表式、すなわち、媒質のダイナミクスがまだ未知である場合において、パルス列の伝搬特性の推定に適用することができる。

もし、媒質が興奮変数と回復変数からなる２変数系である場合には、パルス列の伝搬特性は周期パルス列のパルス速度と間隔の関係（分散関係）を得ることにより完全に定まる。すなわち、パルス間隔の変化は、分散関係とｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（１．９））によって記述できる。しかしながら、媒質に順応型変数が存在する場合には、分散関係だけからではパルス列の変化を知ることができない。すなわち、第４章で見たように、周期パルス列の分散関係は回復変数だけでなく順応型変数の影響も含まれたものとなる。従って、パルス間隔系列の伝達特性を知るためには、インパルス応答やパワースペクトルなどからケプストラムを推定し、相互作用の係数（a_n）を得る必要がある。あるいは逆に、媒質に順応型変数が存在するか否かを、系のケプストラムを推定することによって判定することができる。

また、媒質の雑音の影響が無視できない場合には、パルス間隔系列の変化には個々のパルスの伝搬時間の変動による揺らぎが加わる。このとき、間隔系列に生じる相関から雑音の空間相関（R_N）を知ることができる。また、伝達関数は、伝搬前後のパルス間隔系列のクロススペクトルをもとにして推定することができる。

更に、このような指数関数型の伝達関数を用いた系の表式は、興奮性媒質に限られることなく、直接に式（７．１）の形で記述できるような現象に対しても適用することができる。

例えば、最も関連の深いものとして、道路上を走行する自動車の流れを対象とする、交通流問題[27][121][447]が挙げられる。そこでは、各自動車の運転者は前方を走る先行車との距離によりその速度を調節するという仮定に基づく、追従モデルと呼ばれるモデルが研究されている。追従モデルでは、１車線の道路を連なって走る自動車の列を考え、ｊ番目の自動車の時刻：ｔにおける位置：$x_j(t)$は、（最も簡単な形としては）次式のように記述される。

$$dx_j(t)/dt = G(x_j(t) - x_{j-1}(t)) \qquad (7.8)$$

右辺のGは先行車との位置間隔の関数であり、直観的には、各運転者は先行車との間隔が大きければ速度を上げ逆に小さければ速度を落とすということによるものである。（なお、変数として、位置：$x_i(t)$の代わりに速度：$dx_i(t)/dt$が用いられる場合もある。）

式（7.8）は、道路を興奮性媒質に、パルスを自動車に対応づけて、時間（t）と空間（x）と交換すれば、ｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式（式（1.9））と全く同じ形のものとなっている。まさに、興奮性媒質の相対不応期と同様な効果が、人間の運転特性においても見られるということである。

追従モデルに基づく研究では、関数：Gに線形性を仮定して、先頭車の走行速度の変動に対して後続する個々の自動車の走行がどのような影響を受けるかといったことなどが調べられている。本研究の観点を適用するならば、道路上の２箇所で測定した車間間隔系列から関数：Gの推定を行うといったことができる。また、式（7.8）は、本研究で行ったような一般化が可能である。すなわち、順応型変数は何台も前の自動車との距離が運転速度に影響を及ぼすことに対応し、雑音はランダムな速度の変動に対応する。それらの影響についても、車間間隔の測定によって推定することができる。

但し、追従モデルにおいては、運転者の反応の時間遅れの影響であるとか、信号待ちや渋滞といった交通流問題に特有な現象に対して興味が持たれている。また、神経線維のような興奮性媒質においてはｋｉｎｅｍａｔｉｃ方程式が物理法則に近い厳密性を持って成り立っているのに対して、追従モデルは現象論的な近似則に過ぎず、車間間隔系列に対しての直接的な解析よりも、従来行われているような連続体近似を用いての車両密度に関する定性的な議論の方が適しているとは言える。

その他では、水文学の分野においても、各地点における貯水量の変化を記述するために同様なモデルによる解析が行われている[22][74][121]。

また、物理的な系においても、１次元的に並んで相互作用する多数の粒子の運動において散逸の極限を考えたとき、その運動方程式は、次のようなＬａｎｇｅｖｉｎ方程式で近似されるものとなる[123]。

$$dx_j(t)/dt=-\partial W/\partial x_j+\eta_j(t)$$

$$W=1/2\sum_i w(x_{i+1}-x_i) \qquad (7.9)$$

ここで、$x_j(t)$はｊ番目の粒子の位置座標、$\eta_j(t)$は揺動力である。ポテンシャル：Wは個々の粒子間の相互作用：$w(x_{i+1}-x_i)$の和として表されるが、その線形化関数を用いれば方程式は式（7.1）の形となる。このような１次元系で記述される現象として、細い導線中の電子の運動[122]や、異方性の強い物質中の電荷密度波（ＣＤＷ）[66]などが知られている。また、細胞膜上のイオンチャンネル内を通過するイオンもこのように隊列をなして運動すると考えられている[95][135]。これらの現象においては、１／ｆ型の特異な相関を持つ揺らぎが観測されている。このことは、式（7.1）においてa_kがkの逆べき型で減衰する場合に系列のパワースペクトルが１／ｆ型となること[49]に対応していることも考えられる。

７．３　神経線維の信号変調機能

本研究では、神経線維モデルを用いた解析を行いながらも、興奮性媒質に普遍的なパルス列伝搬の特性を調べることを目的とした。しかしながら、第１章でも述べたように、研究のきっかけは神経線維のパルス刺激実験であり、また、実際にパルス列が信号としての意味を持ち、興奮性媒質が信号伝送系として機能していると考えられるのは、神経系をおいて他にない。そのため、ここで、神経信号処理系における神経線維の機能について、本研究の結果から示唆されることを簡単にまとめておきたい。

本研究では、神経線維がパルス間隔系列に対する変調機能を持っていること、すなわち、神経線維上を伝搬する間に間隔系列の相関が変化することを示したわけであるが、実際の神経系においてこのような間隔系列の変調機能が積極的に利用されていることはあるのであろうか。それについては、現

在のところ（残念ながら）どちらかと言えば否定的である。

その理由は、興奮性媒質においては、パルスの伝搬過程において生じる変調よりも、パルスの発生過程における変調の方がオーダーとして大きいことである。すなわち、神経細胞においては、神経線維上の伝搬中に生じ得るパルス間隔の変化よりも、樹状突起および細胞体領域でのパルス発生過程におけるパルスの生成・消滅を伴う変化の方がはるかに大きく、その段階を考慮しなければ神経系における信号処理を考えることはできない。

本研究の結果からでは、神経線維上で生じ得るパルス間隔の変化の大きさは、たかだかミリ秒のオーダーに過ぎない。例えば、相対不応期における平滑化によるものは１ミリ秒以下、雑音による揺らぎは百マイクロ秒以下のオーダーのものであった。このような小さなパルス間隔系列の相関の変化を利用した信号処理は、神経系において一般的には行われていないと考えられる。刺激パルス列の間隔の分散や相関によって出力が変化する神経細胞は多く知られているが、その場合に影響を与えるパルス間隔は数十ミリ秒から数秒のものである[58]。また、秒オーダーの時間単位でのパルス頻度に対してはほとんど影響を与えず、無視し得るものとなる。

また、実際の神経細胞においては、神経線維の不応期の長さは、細胞体などのパルス発生部の不応期の長さよりも短いことが多いとされている。その場合、そもそも神経線維の相対不応期内に分布するようなパルス列は発生し得ないため、相対不応期による平滑化が起こることはない。

更に、シナプス部における伝達からパルスの発生までの過程において、一般に数ミリ秒程度の揺らぎが存在する[18]。そのため、神経線維上を伝搬する間に生じるパルス間隔の変化は、シナプス部における揺らぎにほとんど吸収されてしまうことになる。

いずれにしても、個々の回路においてどのような形で信号がパルス列として符号化されているのかを考え、それに応じた解析を行うことが、神経信号処理系の機能を明らかにする上では必要である。そして、これまでの知見では、神経線維上の伝搬の過程で生じるパルスの遅延とパルス間隔の変化は、変調機能というよりも雑音であり、それを克服するような信号処理が行われているように思われる。すなわち、単一神経細胞の信号処理機能の本質はシナプス部の伝達と樹状突起および細胞体領域におけるパルスの発生過程にあり、神経線維は離れた神経細胞間で高速かつ忠実に、また効率良くパルス信号を伝達するための線路として特殊化した部分でなのであろう。そのような役割分担と最適化が生物進化の淘汰の過程でなされているように見える。

例えば、樹状突起や細胞体領域には数多くの種類のイオンチャンネルが存在し、それらがパルスの発生を様々に修飾、制御しているのに対して、神経線維には一般にパルスの伝搬に必要なナトリウムとカリウムの２種類のものしか存在しない。また、伝搬に伴う変化は伝搬距離が長いほど増大するわけであるが、実際の神経線維はその意味で変調機能を発揮できるだけの十分な長さを持っていない。このことは、言い換えれば、その距離を伝搬する間の変化を十分に小さくするに必要なだけ、神経線維は特殊化してきたものと言える。

このような役割分担、すなわち、空間的に局在化した機能素子とそれを結ぶ単純な伝送線というシステムは、工学的には普遍的に行われているものであろう。例えば、通信システムにおいては、伝送ケーブルはできるだけ信号の減衰を小さくするように、そして、必要な増幅は中継器によって行っている。また、計算機においても、配線は各チップを効率良く結ぶようになされる。生物の神経系においても、神経線維という伝送線に高度な機能を持たせた信号処理系を構築することも可能であったであろうが、（偶然によるものか何らかの最適化が働いたものかはともかく）その方式が採用されてはいないようである。

しかしながら、神経系における信号処理には多種多様な形態のものがあり、神経線維上において生じるミリ秒以下のパルス間隔の変化を考慮しなければならない場合も全く無いわけではない。

例えば、マイクロ秒オーダーの時間差の検出能力を持つ聴覚神経系の両耳時間差検出回路が良く知られている[72][116]。この回路においては、神経線維はシナプス部と共にパルスの遅延線として機能していると考えられており、雑音によるパルス伝搬時間の変動が時間差検出の精度に無視できない影響を与えることになる。このような信号の遅延線としての神経線維の機能は、中枢神経系において積極的に利用されている可能性も考えられる。もしかしたら、細胞体は単なるパルス列の発生器であり、神経線維上での遅延時間によって回路の状態を制御する、といった処理が行われている場合もあるかも知れない。

また、ミリ秒オーダーのパルス間隔をもつ高頻度のパルス列は、小脳プルキンエ細胞や海馬錐体細

胞におけるバースト発火内のパルス列やそれに関与する細胞の出力パルス列などにおいて見られる。そのため、もし、バースト内のパルス間隔系列によって信号が符号化されているとすれば、本研究で示したような神経線維の変調機能が利用されている可能性もある。（但し、むしろ、そのような伝搬中に変化してしまうパターンは信号として使われることはない、という否定的な捉え方もある。）
更に、本研究で対象としたのは１本の一様な神経線維であるが、実際の神経線維は必ずしもそのようなものではない。
例えば、末梢神経系においては同一方向へ走る数多くの神経線維は束をなし、血管などと共に被膜されている。その中には有髄のものと無髄のもの、そして伝搬速度の異なる神経線維が混ざっているが、それらの間は完全に絶縁されているわけではなく電気的な相互作用が存在する。このような異なる神経線維間の相互作用の影響は、まだ良く分かっていない。
また、１本の神経線維においてもその形状は空間的に均一ではなく、直径が変化してこぶやくびれを作り、断面も円筒形ではなくつぶれた楕円形の部分を持っている。そして、大小様々な側枝を出し、末端部では複雑に枝分かれしている（ａｘｏｎａｌ　ｔｒｅｅ）。このような空間的に不均一な領域、特に、分岐した領域においては、パルス伝搬の安全率が小さく不応期によってパルスの伝搬が阻害される場合もある。このようなパルスの消滅を伴う変化は、パルス頻度による信号処理にも影響を及ぼし得る。例えば、神経線維の分岐点は、パルス頻度に応じて各分枝へのパルスの伝搬を切り換えるような空間的スイッチとして機能している可能性などが示唆されている[122]。

７．４　今後の課題

最後に、本研究の今後の課題と展開について述べる。
まず、神経生理実験により、本研究で得られたパルス列の変化の特性を、実際の神経線維において実験的に検証することが挙げられる。特に、第２章で見たような相対不応期内を伝搬するパルス列の変化は、広く用いられているヤリイカの巨大軸索[illegible]において測定可能である。Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルのシミュレーションから得られた結果（第２章）との比較は、モデルの妥当性の１つの検証となるであろう。また、カリウムイオン蓄積などによる順応型変数（第４章）の影響が存在する場合には、それが間隔系列のケプストラムに現れると考えられる。そして、その場合の間隔系列の変化が従来の修正Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルによって定量的に説明できるかどうかも興味深い。
本研究の結果からは、神経線維上を伝搬する間に生じるパルス間隔の変化の大きさはミリ秒以下のオーダーであると考えられ、その程度の変化は実際の神経系における信号処理には多くの場合ほとんど関与しないものであろう。しかし、例えば、膜電流雑音によるパルス伝搬時間の揺らぎは、聴覚神経系の両耳時間差検出回路におけるマイクロ秒オーダーの検出能力[72][116]に無視できない影響を与えている可能性がある。そのため、このような回路内における神経線維のパルス伝搬特性は、実験的に明らかにする必要があろう。
次に、興奮性媒質として、本研究で扱ったような１次元の空間一様な場合だけでなく、様々な形状のものや２次元あるいは３次元のものに対象を広げることが挙げられる。例えば、神経線維においては、直径の変化や分枝などの空間的非均一な部分における伝搬の問題がある[124][153]。また、リング状媒質におけるパルスの周回は、心筋の細動現象にも関連が深い[7]。更に、化学反応系における２次元あるいは３次元の媒質中では、同心円状やらせん状あるいは渦巻状の多様な伝搬パターンが生成される[36][77][78][143][154]。
これらの場合についてはそれぞれ数多くの研究が成されているが、そこでは媒質上の時間的な雑音の影響はあまり扱われていない。しかしながら、非線形非平衡系においては、雑音はパターンの定性的な性質に大きな影響を及ぼす場合が知られている[57][76]。興奮性媒質においても、雑音がどのようなパターンの乱れを引き起こすのか興味あるところである。これまでに、リング状媒質において１個のパルスが周回している場合、雑音と分散関係とによってパルス間隔（周回時間）系列に特有な相関が生じることが示されている[43][54]。

第3に、本研究では伝搬中にパルスの生成・消滅の無い場合を対象としたが、媒質の興奮性が低下するとパルスが伝搬中に消滅する場合もある。神経線維においては、麻酔を施した場合や末端部などのパルス伝搬の安全率が低下している領域での減衰伝導現象（ｄｅｃｒｅｍｅｎｔａｌ ｃｏｎｄｕｃｔｉｏｎ）として良く知られている[12][24][35][37]。また、直径の増大する部分や分枝点などにおいても同様なパルスの消滅が起こり得る。特に興味あるものとして、伝搬後のパルス列がバースト状の間欠的なものになることが脊髄の神経線維において実験的に観測されている[2]。また、分枝した神経線維においては、パルスが一方の分枝には伝搬するが他方の分枝には伝搬できないという現象（ｄｉｆｆｅｒｅｎｔｉａｌ　ｃｏｎｄｕｃｔｉｏｎ）が見られ[20][32]、分枝点はパルス伝送のスイッチとして機能している可能性も示唆されている。このようなパルスの消滅によるパルス列の変化は、本研究で見たパルス間隔の変化よりも、神経系情報処理機構を考える上で重要なものであると考えられる。

これまでに、パルス列の減衰伝導に関連しては、3変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいて間欠的なパルス列が伝搬によって生じること[45]、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏ素子を2個結合したモデルにおいて平均興奮率に局所的な低下が生じること[53]、また、ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおいてパルス列の伝搬距離が刺激パルスの周期の減少に伴って周期倍化分岐を起こしカオスを生じること[56]などが示されている。また、神経線維の分枝点においては、膜電流雑音によりパルスの伝搬がランダムなものとなることが確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルから得られている[52][58]。一方、逆に興奮性が大きい場合には、雑音により神経線維上においてパルスが自然発生するようになることも示されている[47]。

第4として、興奮性媒質を記述する反応拡散方程式に、対流項（空間1階微分）、分散項（空間3階微分）、あるいは慣性項（時間2階微分）などの微小な摂動が加わった場合の影響を調べることがある。ソリトン解を持つ保存系においては、散逸性を付加することによってソリトンの運動がカオス的になることが知られている[65][66]。興奮性媒質においても、パルス列の伝搬は式（１．１２）の形の伝搬方程式による記述の枠から外れて、その変化はより複雑なものとなることが考えられる。

また、興奮性媒質の最も簡単なモデルである2変数系（式（１．２））においても、そのパラメータ（拡散係数や時定数）の大きさが異なる場合には、時間的に定常な空間パルス解（速度:0のパルスと見なせる）が存在することが知られている[11][28]。この場合にも、ちょうど中間的なパラメータの範囲において、伝搬方程式による記述が成り立たないことが考えられ、パルス列の伝搬に伴う変化がどのようなものとなるのかも興味深い。

謝辞

本研究をまとめるに当り、その内容および位置づけについて議論して頂き、適切な助言を与えて下さいました、吉澤修治教授に深く感謝致します。また、若輩の身にふんだんな研究環境を提供して頂きました、長崎総合科学大学情報制御工学コースの方々に謝意を表します。更に、転任後も研究を続ける機会を与えて頂きました、香川大学教育学部情報科学科の皆様にお礼申し上げます。

発表文献

第2章

堀川　洋：”神経軸索上の分散関係によるフィルタ特性”，電子情報通信学会論文誌（D－II），J72-D-II, 4, pp. 621-629 (1989).

第3章

堀川　洋：”分散関係によるパルス間隔系列の統計的性質の変化について”，電子情報通信学会技術研究報告，NLP87-66 (1987).

堀川　洋：”神経軸索上の分散関係によるフィルタ特性”，電子情報通信学会論文誌（D－II），J72-D-II, 4, pp. 621-629 (1989).

堀川　洋：”神経繊維モデルにおけるパルス列の伝搬に伴う変化について”，電子情報通信学会技術研究報告，NLP89-7 (1989).

Horikawa Y.: "A spike train with a step change in the interspike intervals in the FitzHugh-Nagumo model", submitted to Physica D.

第4章

堀川　洋：”指数型スペクトルを有する系列の生成モデル”，電子情報通信学会論文誌（A），J72-A, 6, pp. 1006-1008 (1989).

堀川　洋：”遅い変数をもつ神経繊維モデル上のパルス列の伝搬”，電子情報通信学会論文誌（D－II），J73-D-II, 2, pp. 248-255 (1991).

第5章

Horikawa Y.: "Noise effects on spike propagation in the stochastic Hodgkin-Huxley models", Biological Cybernetics, 66, pp. 19-25 (1991).

第6章

堀川　洋：”雑音項を含む神経繊維モデル上のパルス列の伝搬に伴う変化”，電子情報通信学会技術研究報告，IT89-45 (1989).

Horikawa Y.: "Spike propagation during the refractory period in the stochastic Hodgkin-Huxley model", Biological Cybernetics, 67, pp. 253-258 (1992).

Horikawa Y.: "Noise effects on spike propagation during the refractory period in the FitzHugh-Nagumo model", J. Theoretical Biology, 162, pp. 41-59 (1993).

参考文献

(1) Abbott N. J., Lieberman E. M., Pichon Y., Hassan S. and Larmet Y.: "Periaxonal K^+ regulation in the small squid Alloteuthis. Studies on isolated and in situ axons", Biophys. J., 53, pp. 275-279 (1988).
(2) Adelman W. J. and FitzHugh R.: "Solutions of the Hodgkin-Huxley equations modified for potassium accumulation in a periaxonal space", Fed. Proc., 34, pp. 1322-1329 (1975).
(3) Astion M. L., Coles J. A. Orkand R. K. and Abbott N. J.: "K^+ accumulation in the space between giant axon and schwann cell int the squid Alloteuthis. Effects of changes in osmolarity", Biophys. J., 53, pp. 281-285 (1988).
(4) Barron D. H. and Matthews B. H. C.: "Intermittent conduction in the spinal cord", J. Physiol. (London), 85, pp. 73-103 (1935).
(5) Chapman R. A.: "Repetitive responses in suid giant axons and their premature annihilation by additional brief depolarizing currents", Quart. J. Exper. Physiol., 65, pp. 1-7 (1980).
(6) Clay J. R. and De Felice L. J.: "Relationship between membrane excitability and single channel open-close kinetics", Biophys. J., 42, pp. 151-157 (1983).
(7) Conti F., De Felice L. J. and Wanke E.: "Potassium and sodium ion current noise in the membrane of the squid giant axon", J. Physiol. (London), 248, pp. 45-82 (1975).
(8) Cox D. R. and Isham V.: "Point Processes", Chapman and Hall, London (1980).
(9) Cox D. R. and Lewis P. A.: "The Statistical Analysis of Series of Events", Methuen, London (1966).
浅野長一郎他訳：" 事象系列の統計解析"，森北出版（１９８１）.
(10) DeFelice L. J.: "Introduction to Membrane Noise", Plenum Press, New York (1981).
(11) Dockery J. D. and Keener J. P.: "Diffusive effects on dispersion in excitable media", SIAM J. Appl. Math., 49, pp. 539-566 (1989).
(12) Donati F. and Kunov H.: "A model for studying velocity variations in unmyelinated axons", IEEE Trans. Biomed. Eng., BME-23, pp. 23-28 (1976).
(13) Dubois J. M.: "Simultaneous changes in the equilibrium potential and potassium conductance in voltage clamped ranvier node in the frog", J. Physiol. (London), pp. 279-295 (1981).
(14) Dubois J. M.: "Evidence for the existence of three types of potassium channels in the frog ranvier node membrane", J. Physiol. (London), pp. 297-316 (1981).
(15) Elphick C., Meron E., Rinzel J. and Spiegel E. A.: "Impulse patterning and relaxational propagation in excitable media", J. Theoret. Biol., 146, pp. 249-268 (1990).
(16) Engelbrecht J. ed.: "Nonlinear Waves in Active Media", Springer, Berlin (1989).
(17) Ermentrout G. B.: "Period doubling and possible chaos in neural models", SIAM J. Appl. Math., 44, pp. 80-95 (1984).
(18) Evans J. W., Fenichel N. and Feroe J. A.: "Double impulse solutions in nerve axon equations", SIAM J. Appl. Math., 42, pp. 219-234 (1982).
(19) Feroe J. A.: "Existence and stability of multiple impulse solutions of a nerve equations", SIAM J. Appl. Math., 42, pp. 235-246 (1989).
(20) FitzHugh R.: "Mathematical models of excitation and propagation in nerve", ed. Schwan H. P., Biological Engineering, McGraw-Hill, New York (1969).
池田謙一他訳：" 生体工学"，コロナ社（１９７４）.
(21) Fohlmeister J. F.: "Adaptation and accomodation in the squid axon", Biol. Cybern., 18, pp. 49-60 (1975).

(22) Fohlmeister J. F.: "A Theoretical study of neural adaptation and transient responses due to inhibitory feedback", Bull. Math. Biol., 41, pp. 257-282 (1979).
(23) Fujita M.: "Adaptive filter model of the cerebellum", Biol. Cybern., 45, pp. 195-206 (1982).
(24) Gardiner C. W.: "Handbook of Stochastic Methods for Physics, Chemistry and the Natural Sciences", Springer, Berlin (1983).
(25) George S. A.: "Changes in interspike interval during propagation: quantitative description", Biol. Cybern., 26, pp. 209-213 (1977).
(26) Grossman Y., Parnas I. and Spira M. E.: "Differential conduction block in branches of a bifurcating axon", J. Physiol. (London), 295, pp. 283-385 (1979).
(27) Haberman R.: "Mathematical Model: Traffic Flow", Prentice Hall, Englewood Cliffs, N. J. (1977).
中井暉久訳：”交通流の数学モデル”，現代数学社（１９８１）．
(28) Haken H.: "Synergetics, An Introduction, 2nd ed.", Springer, Berlin (1978).
牧島邦夫，小森尚志訳：”協同現象の数理”，東海大学出版会（１９８０）．
(29) Hastings S. P.: "Single and multiple pulse waves for the FitzHugh-Nagumo equations", SIAM J. Appl. Math., 42, pp. 247-260 (1982).
(30) 林　初男，石塚　智：”脳神経系のカオス的活動”，信学技報，NLP88-57 (1988).
(31) Hille B.: "Ionic Channels of Excitable Membranes", Sinauer, Sunderland, Massachusetts (1984).
(32) 日野幹雄，太田猛彦，砂田憲吾，渡辺邦夫：”洪水の数値予報（その第一歩）”，森北出版（１９８９）．
(33) 樋渡涓二：”生体情報工学”，コロナ社（１９７１）．
(34) Hodgkin A. L. and Huxley A. F.: "A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve", J. Physiol. (London), 117, pp. 500-544 (1952).
(35) Holden A. V.: "Models of the Stochastic Activity of Neurones", Springer, Berlin (1976).
(36) Holden A. V., Markus M. and Othmer H. G.: "Nonlinear Wave Processes in Excitable Media", Plenum Press, New York (1991).
(37) Honerkamp J., Mutschler G. and Seitz R.: "Coupling of a slow and a fast oscillator can generate bursting", Bull. Math. Biol., 47, pp. 1-21 (1985).
(38) Hoopen M. ten: "Examples of power spectra of uni-variate point processes", Biol. Cybern., 16, pp.145-154 (1974).
(39) 堀川　洋：”神経軸索モデルにおけるパルス列変調”，信学技報，NLP86-28 (1986).
(40) 堀川　洋：”分散関係によるパルス間隔系列の統計的性質の変化について”，信学技報，NLP87-66 (1987).
(41) 堀川　洋：”神経軸索上の分散関係によるフィルタ特性”，信学論（Ｄ－II），J72-D-II, pp. 621-629 (1989).
(42) 堀川　洋：”指数型スペクトルを有する系列の生成モデル”，信学論（Ａ），J72-A, pp. 1006-1008 (1989).
(43) 堀川　洋：”雑音項を含む神経繊維モデル上のパルス列の伝搬に伴う変化”，信学技報，IT89-45 (1989).
(44) 堀川　洋：”遅い変数を付加したＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおけるパルス列の伝搬”，信学技報，CAS89-107 (1989).
(45) 堀川　洋：”３変数ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおける間欠的なパルス列の伝搬”，信学技報，CAS90-112 (1991).
(46) 堀川　洋:”確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおけるパルス伝搬時間のゆらぎ”，信学技報，MBE90-129 (1991).

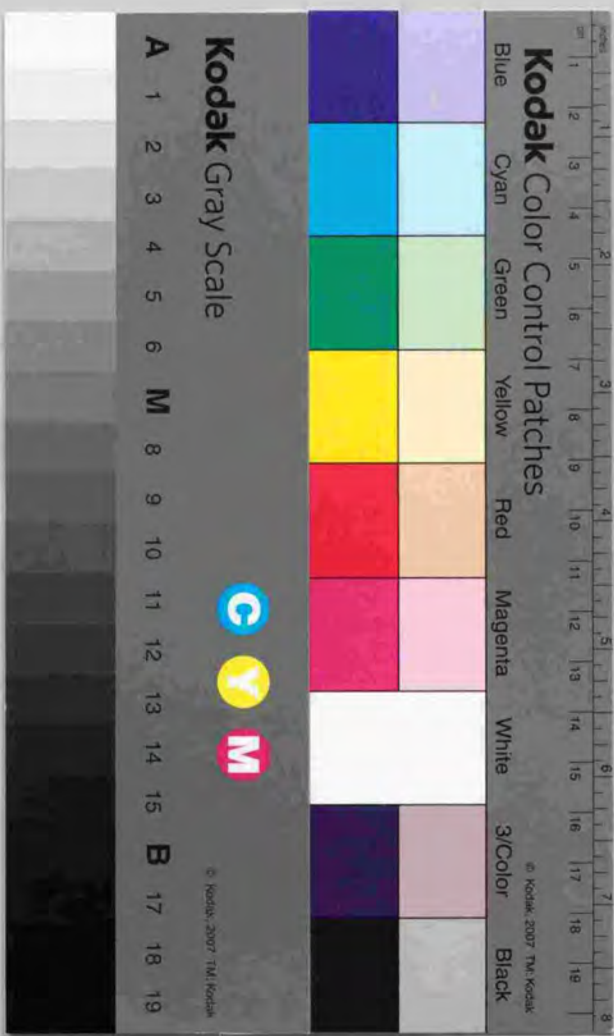
(47) Horikawa Y.: "Noise effects on spike propagation in the stochastic Hodgkin-Huxley models", Biol. Cybern., 66, pp. 19-25 (1991).
(48) Horikawa Y.: "Kinematic models related to 1/f fluctuations in nerve spike propagation", Proc. International Conference on Noise in Physical Systems and 1/f Fluctuations (ICNF'91), pp. 655-658 (1991).
(49) 堀川　洋：”確率的ＦｉｔｚＨｕｇｈ－Ｎａｇｕｍｏモデルにおけるリング上のパルス伝搬”，信学技報，NLP91-62 (1991).
(50) 堀川　洋：”確率的Ｈｏｄｇｋｉｎ－Ｈｕｘｌｅｙモデルにおける相対不応期内のパルス列伝搬”，信学技報，MBE91-103 (1992).
(51) Horikawa Y.: "Spike propagation during the refractory period in the stochastic Hodgkin-Huxley model", Biol. Cybern., 67, pp. 253-258 (1992).
(52) Horikawa Y.: "Noise effects on differential conduction at an axon branch", Proc. 14th Ann. Int. Conf. of the IEEE Eng. in Med. and Biol. Soc. (IEEE/EMBS), pp. 2328-2329 (1992).
(53) Horikawa Y.: "Non-monotonic firing rate of a coupled FitzHugh-Nagumo model", Proc. 1993 IEEE Int. Conf. on Neural Networks (ICNN '93), pp. 473-478 (1993).
(54) Horikawa Y.: "Noise effects on spike propagation during the refractory period in the FitzHugh-Nagumo model", J. Theoret. Biol., 162, pp. 41-59 (1993).
(55) Horikawa Y.: "Simulation study on effects of channel noise on differential conduction at an axon branch", Biophys. J., 65, pp. 680-686 (1993).
(56) Horikawa Y.: "Patterns of decrementally propagated spike trains in the FitzHugh-Nagumo model", Proc. 1993 Int. Symp. on Nonlinear Theory and its Applications (NOLTA '93), pp. 1141-1144 (1993).
(57) Horsthemke W. and Lefever R.: "Noise-induced Transitions", Springer, Berlin (1984).
(58) 星宮　望，石井直宏，塚田　稔，井手英人：”生体情報工学”，森北出版（１９８６）.
(59) 石川　仁，水谷好成，中尾光之，山本光璋，刈田啓史朗，田端孝義，林　治秀：”有髄神経におけるインパルス伝導ゆらぎの計測”，信学技報，MBE90-75 (1990).
(60) 伊藤浩之：”Recent topics on nonlinear dynamics in charge density waves”，物性研究，51, pp. 652-660 (1989).
(61) Jack J. J. B.: "Physiology of peripheral nerve fibers in relation to their size", Br. J. Anaesth., 47, pp. 173-182 (1975).
(62) Junge D.: "Nerve and Muscle Excitation", 3rd ed., Sinauer, Sunderland, Massachusetts (1992).
(63) Karfunkel H. R. and Kahlert C.: "Excitable chemical reaction systems II. Several pulses on the ring fiber", J. Math. Biol., 4, pp. 183-185 (1977).
(64) 葛西道生他編：”神経情報伝達分子”，培風館（１９８８）.
(65) 川原琢治：”ソリトンとカオス”，大槻義彦編，”物理学最前線２２”，共立出版（１９８８）
(66) 川原琢治：”ソリトンからカオスへ”，朝倉書店（１９９３）.
(67) Kawasaki K. and Ohta T.: "Kink dynamics in one-dimensional nonlinear system", Physica A, 116, pp. 573-593 (1982).
(68) Keener J. P.: "Waves in excitable media", SIAM J. Appl. Math., 39, pp.528-548 (1980)
(69) Keener J. P.: "Analog circuitry for the van der Pol and FitzHugh-Nagumo equations", IEEE Trans. Syst., Man & Cybern., SMC-13, pp. 1010-1014 (1983).
(70) Keener J. P.: "Dynamic patterns in excitable media", eds. Jager W. and Murray J. D., Modelling of Patterns in Space and Time, pp. 157-169, Springer, Berlin (1984).
(71) Kocsis J. D., Swadlow H. A., Waxman S. G. and Brill M. H.: "Variation in conduction velocity during the relative refractory and supernormal periods: a mechanism for impulse entrainment in central axons", Exp. Neurol., 65, pp. 230-236 (1979).
(72) 小西正一：”フクロウの音源定位の脳機構”，科学，60, pp. 18-28 (1990).

(73) Konishi M., Takahashi T. T., Wagner H., SullivanW. E. and Carr C. E.: "Neurophysiological and anatomical substrates of sound localization in the owl", eds. Edelman G. M., Gall W. E. and Cowan W. M., Auditory Function, John Wiley & Sons, New York, pp. 721-745 (1988).
(74) Kontur I. F. and Ambrus S. Z.: "Runoff simulation with a random walk model", ed. Trappl D., Cybernetics and System Research 2, pp. 209-216, Elsevier, North-Holland (1984).
(75) 久木田文夫：" 軸索膜外表面のＫイオン蓄積とその生理的役割"，生物物理，29, pp. 362-365 (1989).
(76) 蔵本由紀：" 反応拡散系におけるパターンの形成"，日本物理学会誌，39, pp. 710-717 (1984).
(77) Kuramoto Y.: "Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence", Springer, Berlin (1984)
(78) 蔵本由紀，川崎恭治，山田道夫，甲斐昌一，篠本　滋：" パターン形成"，朝倉書店（１９９１）．
(79) Lass Y. and Abeles M.: "Transmission of information by the axon: I. noise and memory in the myelinated nerve fiber of the frog", Biol. Cybern., 19, pp. 61-67 (1975).
(80) Lecar H. and Nossal R.: "Theory of threshold fluctuations in nerves", Biophys. J., 11, pp. 1048-1084 (1971).
(81) MacGregor R. J. and Lewis E. R.: "Neural Modeling", Plenum Press,New York (1977).
(82) 馬被健次郎：" 神経パルスの伝播"，数理科学，224, pp. 41-45 (1982).
(83) Maginu K.: "Geometrical characteristics associated with stability and bifurcations of periodic travelling waves in reaction-diffusion systems", SIAM J. Appl. Math., 45, pp. 750-774 (1985).
(84) 馬被健次郎：" 神経細胞の応答特性について"，信学技報，NLP87-67 (1987).
(85) Markin V. S., Pastushenko V. F. and Chizmadzhev Y. A.: "Theory of Excitable Media", John Wiley & Suns, New York (1987).
(86) 松本　元：" 神経興奮の現象と実体（上），（下）"，丸善（１９８１，１９８２）．
(87) 松本　元，大津展之編：" 神経細胞が行う情報処理とそのメカニズム（脳とコンピュータ３）"，培風館（１９９１）．
(88) Miller R. M. and Rinzel J.: "The dependence of impulse propagation speed on firing frequency, dispersion, for the Hodgkin-Huxley model", Biophys. J., 36, pp. 227-259 (1981).
(89) 三村昌泰：" ノーベル賞をもらった微分方程式"，数学セミナー，25, 4, pp. 52-57, 25, 5, pp. 71-77, 25, 6, pp. 84-89 (1986).
(90) 三村昌泰：" 生物学と数学の接点"，数理科学，346, pp. 33-37 (1992).
(91) 宮川　洋：" 情報理論"，コロナ社（１９７９）．
(92) Monk P. B. and Othmer H. G.: "Relay, oscillations and wave propagation in a model of Dictyostelium discoideum", ed. Othmer H. G., Some Mathematical Questions in Biology- The Dynamics of Excitable Media, pp. 87-122, AMS, Providence (1989).
(93) Murray J. D.: "Mathematical Biology", Springer, New York (1989).
(94) 武者利光：" ゆらぎの世界"，講談社（１９８０）．
(95) 武者利光編著：" ゆらぎの科学３"，森北出版（１９９３）．
(96) Musha T. and Higuchi H.: "Traffic current fluctuation and the Burgers flow", Jpn. J. Appl. Phys., 17, pp. 811-816 (1978).
(97) Musha T., Kosugi Y., Matumoto G. and Suzuki M.: "Modulation of the time relation of action potential impulses propagating along an axon", IEEE Trans. Biomed. Eng., BME-28, pp. 616-623 (1981).
(98) 南雲仁一編：" バイオニクス"，共立出版（１９６６）．
(99) Nagumo J., Arimoto S. and Yosizawa S.: "An active pulse transmission line simulating nerve axon", Proc. IRE, 50, pp. 2061-2070 (1962).
(100) 中塚利直：" 時系列解析の数学的基礎"，教育出版（１９７８）．

(101) Nash J. E.: "A unit hydrograph study, with particular reference to British catchments", Proc. Institution of Civil Eng., 17, pp. 249-282 (1969).
(102) Newell G. F.: "Nonlinear effects in the dynamics of car following", Oper. Res., 9, pp. 209-229 (1961).
(103) Nicolis G. and Prigogine I.: "Self-Organization in Nonequilibrium Systems", John Wiley & Suns, New York (1977).
小畠陽之助，相沢洋二訳：" 散逸構造"，岩波書店（１９８０）．
(104) 小倉久直：" 物理・工学のための確率過程論"，コロナ社（１９７８）．
(105) 小倉久直：" 続　物理・工学のための確率過程論"，コロナ社（１９８５）．
(106) Ohta T.: "Decay of metastable rest state in excitable reaction-diffusion system", Prog. Theoret. Phys., suppl. 9, pp. 425-441 (1989).
(107) Oppenheim A. V. and Schafer R. W.: "Digital Signal Processing", Prentice-Hall, New Jersey (1975).
伊達　玄訳：" ディジタル信号処理（上），（下）"，コロナ社（１９７８）．
(108) Othmer H. G. ed.: "Some Mathematical Questions in Biology- The Dynamics of Excitable Media", AMS, Providence (1989).
(109) Papoulis A.:"Probability, Random Variables, and Stochastic Processes", McGraw-Hill, New York (1965).
平岡寛二他訳：" 工学のための応用確率論（基礎編），（確率過程編）"，東海大学出版会（１９７０，１９７２）．
(110) Pichon Y., Poussart D. and Lees G. V.: "Membrane ionic currents, current noise and admittance in isolated cockroach axons", eds. Chang D. C., Tasaki I., Adelman W. J. and Leuchtag H. R., Structure and Function in Excitable Cells, pp. 211-226, Plenum Press, New York (1983).
(111) Pinsker M. S.: "Information and Information Stability of Random Variables and Processes", Holden-Day, San Francisco (1964).
(112) Plant R. E.: "Bifurcation and resonance in a model for bursting nerve cells", J. Math. Biol., 11, pp. 15-32 (1981).
(113) Qian N. and Sejnowski T. J.: "An electro-diffusion model for computing membrane potentials and ionic concentrations in branching dendrites, spines and axons", Biol. Cybern., 62, pp. 1-15 (1989).
(114) Rattay F.: "Electrical Nerve Stimulation", Springer, New York (1990).
(115) Rekaa S. and Skaugen E.: "Firing behavior in a nerve membrane model with long-term changes of a potassium conductance component", Math. Biosci., 55, pp. 65-87 (1981).
(116) 力丸　裕，菅乃武男：" コウモリの生物ソナーの神経機構"，科学，60, pp. 802-811 (1990).
(117) Rinzel J.: "Impulse propagation in excitable systems", eds. Stewart W. E., Ray H. W. and Conley C. C., Dynamics and Modeling of Reactive Systems, Academic Press, New York (1980).
(118) Rinzel J. and Keller J. B.: "Travelling wave solutions of a nerve conduction equation", Biophys. J., 13, pp. 1313-1337 (1973).
(119) Rinzel J. and Maginu K.: "Kinematic analysis of wave pattern formation in excitable media", eds. Vidal C. and Pacault A., Non-Equilibrium Dynamics in Chemical Systems, Springer, Berlin (1984).
(120) Sabah N. H. and Leibovic K. N.: "The effect of membrane parameters on the properties of the nerve impulse", Biophys. J., 12, pp. 1132-1144 (1972).
(121) 佐佐木綱：" 交通流理論（改訂）（交通工学シリーズ３）"，技術書院（１９７３）．
(122) 椹木義一，添田　喬，中溝高好：" 確率システム制御の基礎"，日新出版（１９７５）．
(123) Schwartz M. and Gefen Y.: "Shot-noise-generated 1/f fluctuation in one-dimensional systems", Phys. Rev. A, 37, pp. 601-607 (1988).

(124) Scott A. C.: "Neurophysics", John Wiley & Suns, New York (1977).
(125) Scott A. C.: "Nerve pulse interactions", eds. Amari S. and Arbib M. A., Competition and Cooperation in Neural Nets (Lecture Notes in Biomathematics 45), Springer, Berlin (1982).
(126) Scott A. C. and Vota-Pinardi U.: "Velocity variations on unmyelinated axons", J. Theoret. Neurobiol., 1, pp. 150-172 (1982).
(127) Scriven D. R. L.: "Modelling repetitive firing and bursting in a small unmyelinated nerve fiber", Biophys. J., 35, pp. 715-730 (1981).
(128) 志村正道："非線形振動論"，昭晃堂（１９６９）.
(129) Skaugen E.: "Firing behaviour in nerve cell models with a two-state pore system", Acta. Physiol. Scand., 109, pp. 377-392 (1980).
(130) Skaugen E. and Walloe L.: "Firing behaviour in a stochastic nervemembrane model based upon the Hodgkin-Huxley equations", Acta. Physiol. Scand., 107, pp. 343-363 (1979).
(131) Stevens C. F.: "Inferences about membrane properties from electrical noise measurements", Biophys. J., 12, pp. 1028-1047 (1972).
(132) Stockbridge N.: "Differential conduction at axonal bifurcations. II. Theoretical basis", J. Neurophysiol. (Bethesda), 59, pp. 1286-1295 (1988).
(133) Swadlow H. A., Kocsis J. D.and Waxman S. G.: "Modulation of impulse conduction along the axonal tree", Ann. Rev. Biophys. Bioeng., 9, pp. 143-179 (1980).
(134) 高部智晴，合原一幸，長谷川久寛，幡野　大，小谷　誠，松本　元："神経力学系のパルス列刺激に対する非線形応答"，信学技報，MBE86-118 (1986).
(135) 田中　博，青木隆夫："心電図の順方向問題と逆方向問題"，日本ＭＥ学会雑誌（ＢＭＥ），4, 7, pp. 37-47 (1990).
(136) 谷内俊弥，西原功修："非線形波動"，岩波書店（１９７７）.
(137) Tasaki I.: "Nervous Transmission", Thomas, Springfield (1953).
(138) 戸田盛和，渡辺慎介："非線形力学"，共立出版（１９８４）.
(139) 東野庄司："神経機構論"，東海大学出版会（１９７７）.
(140) Tu S. T.: "A phase plane analysis of bursting in the three-dimensional Bonhoeffer-van der Pol equations", SIAM J. Appl. Math., 49, pp. 331-343 (1989).
(141) TuckwellH. C.: "Stochastic Processes in the Neurosciences", SIAM, Philadelphia (1989).
(142) Tuckwell H. C. and Walsh J. B.: "Random currents through nerve membranes", Biol. Cybern., 49, pp. 99-110 (1983).
(143) Tyson J. J. and Keener J. P.: "Singular perturbation theory of travelling waves in excitable media (a review)", Physica D, 32, pp. 327-361 (1988).
(144) 浦浜喜一，江崎　秀，山藤　馨："神経膜における臨界状態でのゆらぎの解析"，信学論（Ａ），J65-A, pp. 386-393 (1982).
(145) Verveen A. A. and Derksen H. E.: "Fluctuation phenomena in nerve membrane", Proc. IEEE, 56, pp. 906-916 (1968).
(146) Waxman S. G. and Ritchie J. M.: "Organization of ion channels in the myelinated nerve fiber", Science, 228, pp. 1502-1507 (1985).
(147) Whitham G. B.: "Linear and Nonlinear Waves", John Wiley & Sons, New York (1974).
(148) 八木　寛："神経系情報工学"，電気書院（１９７４）.
(149) Yamaguchi Y., Kometani K. and Shimizu H.: "Self-synchronization of nonlinear oscillations in the presence of fluctuations", J. Stat. Phys., 26, pp. 719-743 (1981).
(150) 吉永哲也，川上　博，吉川研一："水・油界面に生じる化学的非線形振動の回路モデル"，信学論（Ａ），J71-A, pp. 1843-1851 (1988).
(151) Yoshizawa S., Osada H. and Nagumo J.: "Pulse sequences generated by a degenerate analog neuron model", Biol. Cybern., 45, pp. 23-33 (1982).

(152) 吉澤修治：" 神経モデルの周期応答特性とカントール関数"，数理科学，239，pp. 78-82 (1983).
(153) Young S. R. and Rubel E. W.: "Frequency-specific projections of individual neurons in chick brainstem auditory nuclei", J. Neurosci., 3, pp. 1373-1378 (1983).
(154) Zykov V. S.: "Simulation of Wave Processes in Excitable Media", Manchester University Press, Manchester (1987).


Kodak Color Control Patches
Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black
© Kodak, 2007 TM: Kodak
Kodak Gray Scale
A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19
C Y M
© Kodak, 2007 TM: Kodak