論　文

遅い変数をもつ神経繊維モデル上のパルス列の伝搬

正　員　堀川　　洋†

Propagation of a Spike Train on a Nerve Fiber Model with a Slow Variable

Yo HORIKAWA †, *Member*

あらまし　神経繊維上のパルス列の伝搬における，順応型の遅い変数による蓄積的変化の影響を，3変数 Fitz-Hugh-Nagumo モデルを用いて調べた．周期パルス列の分散関係には，遅い変数が正のフィードバック効果をもつとき，super-normal period が生じる．また，伝搬に伴う間隔系列の変化は，その伝達関数のケプストラムが幾何級数型となることが特徴である．

1. まえがき

本論文では，神経繊維（軸索）における信号問題，すなわち，細胞体側で発生したパルス列が末端へ伝わるまでの，繊維上を伝搬する間に生じる変化について考える．Hodgkin-Huxley (HH) モデル[(2),(15)]や Fitz-Hugh-Nagumo (FHN) モデル[(2),(17)]によれば，一様な繊維上におけるパルス列の伝搬軌跡（$t_j(x)$，図1）は，次のような kinematic 方程式によりよく近似される[(16),(21)]．

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

$t_j(x)$：j 番目のパルスの x における通過時刻

x：神経繊維上の位置座標 $(0\leqq x\leqq X)$　　（1）

ここで，$\theta(T)$ は，周期パルス列における分散関係（θ：パルスの伝搬速度，T：パルスの時間間隔）[(8),(16),(21),(22)]である．分散関係は，神経細胞の不応期特性の一つを表しており，一般にはパルス間隔が小さくなるほど伝搬速度が遅くなる．なお，波形整形作用によりしきい値下のパルスは速やかに消滅するが，その現象は伝搬過程よりもパルスの発生機序に含めた方が適当であるためここでは考えない（安定化した後のパルス列を考える）．

この kinematic 近似は，個々のパルスの伝搬速度は一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，という二つの仮定に基づいている[(23)]．

ところで，HH モデルや FHN モデルは，神経細胞におけ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[(2)]）をモデルに導入する必要がある[(3),(4),(6),(7),(15),(19),(20),(25)]．

このような順応型の遅い変数による蓄積的変化は，kinematic 近似における仮定(II)を破たんさせるものとなる．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，本論文では，神経繊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，FHN モデルに基づく電子回路モデルを用いて調べた．まず，2.で，間隔系列の変化を記述する微分方程式モデルについて述べる．次に，3.で，遅い変数を付加した FHN モデル（3変数 FHN 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）についての実験結果を示す．そして，4.では，モデルの近似解に基づき，得られた特性の近似および定性的な説明を与える．

2. 間隔系列の変化の表式

パルス列の伝搬に伴う変化は，その間隔系列：{T_j(≡

† 長崎総合科学大学工学部情報制御工学コース，長崎市
Faculty of Engineering, Nagasaki Institute of Applied Science, Nagasaki-shi, 851-01 Japan

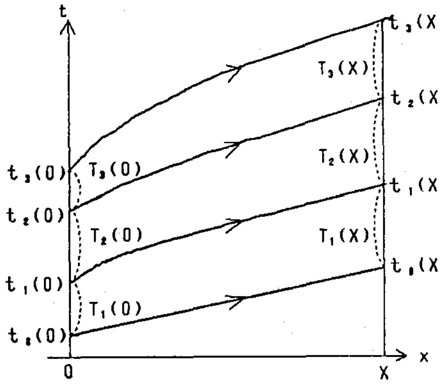


図1　神経パルス列の伝搬軌跡(模式図)
Fig. 1　Schematic trajectory $t_j(x)$ of a spike train propagating along a nerve fiber.

$t_j-t_{j-1})\}$ 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)，一つの系として特徴づけることができる．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．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もつ．

$$H(z;X_1+X_2)=H(z;X_1)H(z;X_2) \qquad (2)$$

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[9]．

$$dT_j(x)/dx=\sum_{n=0}^{\infty}a_nT_{j-n}(x) \qquad (0\leqq x\leqq X) \qquad (3)$$

$$H(z;X)=\exp\left(X\sum_{n=0}^{\infty}a_nz^{-n}\right) \qquad (4)$$

式(3)における係数 (a_n) は，X によ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)との見掛けの相互作用の大きさを表す．また，それは，単位距離当りの系のケプストラム：$c_n(X)$[18] に対応する．

$$a_n=c_n(X)/X$$

$$c_n(X)=1/(2\pi i)\oint\log H(z;X)z^{n-1}dz \qquad (5)$$

kinematic 近似(式(1))においては，$1/\theta(T)$ の線形近似により，次のようになる[8]．

$$a_0=-a_1\cong d[1/\theta(E\{T_j\})]/dT$$

$$a_n=0 \quad (n\geqq 2) \qquad (6)$$

すなわち，相互作用は一つ前のパルス間隔との間にのみ存在する．それに対して，順応型変数をもつ場合には，その蓄積効果により，$a_n\neq 0$ $(n\geqq 2)$ となること，すなわち，二つ以上前の間隔との相互作用をもつ形となることが予想される．

3.　3変数 FHN モデル

FHN モデルにおいて，w と同型の変数：z を付加した，次のモデルを考える(3変数 FHN モデル)．

$$\partial v/\partial t=\partial^2v/\partial x^2+f(v)-w+kz$$
$$\partial w/\partial t=\varepsilon(v-\gamma w)$$
$$\partial z/\partial t=\delta(v-\eta z)$$
$$f(v)=-v(v-a)(v-1) \qquad (0<a<1)$$
$$(0<\delta\ll\varepsilon\ll 1) \qquad (7)$$

$\delta\ll\varepsilon$ とすることにより，z は順応型の遅い変数とみなされる．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(空間固定のもの[1],[7],[25],[27] については，バースト型のカオス解をもつことなどが知られている)．

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もつ．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2(a)，(b)のように，FHN モデル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2種類のモデルについて，同図に示した OP アンプを用いた等価回路[8],[13] により20段の線路を構成し，パルス列の伝搬特性についての実験を行った．回路の各素子値は付録**1.** に示した．また，式(7)のパラメータの近似値は，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.** および付録**3.** で用いる))．

$a(\equiv -df(0)/dv)=0.55$　　$k=-1$
$\varepsilon=9\times10^{-3}$　　$\gamma=1.1$
$\delta=2\times10^{-3}$　　$\eta=0.1$　(負のフィードバック型)
$a(\equiv -df(0)/dv)=0.72$　　$k=1$
$\varepsilon=9\times10^{-3}$　　$\gamma=1.1$
$\delta=2.6\times10^{-4}$　　$\eta=6.3$(正のフィードバック型)

3.1　負のフィードバック型モデルの特性[11]

分散関係：$\theta(T)$ (1 ms 当りの伝搬段数)を，図3(実線)に示す．FHN モデルのもの(図A･1)に比して，周期：$T\to\infty$ における $\theta(\infty)$ への漸近が緩やかであり，相対不応期 $(\theta(T)<\theta(\infty))$ の期間がより大きなものとなっている．

図4(実線)は，正規白色雑音系列：$\{T_j(0)\}\sim N(60$ ms, $(10$ ms$)^2)$ を用いて得た，100段当りの伝達関数：$G(e^{i\omega};100)$ である(20段の回路を5回伝搬させたもの)．FHN モデルにおける $\omega=\pi/2$ について対称的な形

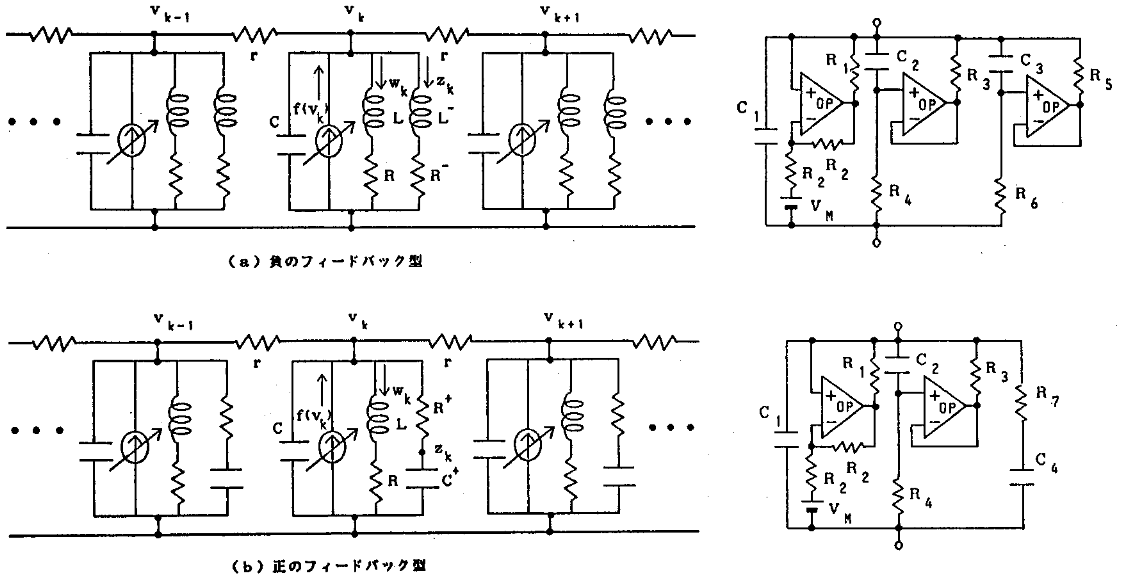


図2 3変数 FitzHugh-Nagumo モデルの電子回路による構成

Fig. 2 Three-dimensional FitzHugh-Nagumo model and analog circuit with operational amplifiers for one stage ; (a) negative feedback type, (b) positive feedback type.

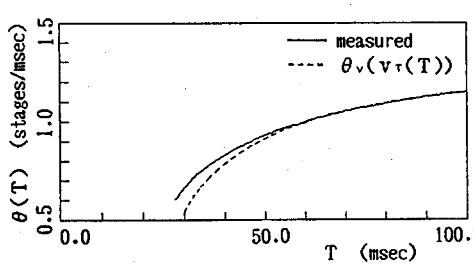


図3 分散関係(負のフィードバック型)

Fig. 3 Dispersion relation in the negative feedback model. Number of stages/ms θ vs. interspike interval T.

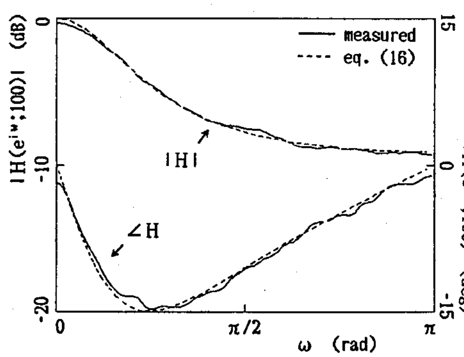


図4 間隔系列の伝達関数(負のフィードバック型)

Fig. 4 Transfer function $H(e^{i\omega}:100)$ of interspike intervals in the negative feedback model. Gain $|H|$ and phase $\angle H$ vs. normalized angular frequency ω.

のもの(図A・2, 式(A・3))と比して，高周波側を引き伸ばしたようにひずんだものとなっている．ここで，コヒーレンスの値はすべての周波数にわたって0.99以上であり，このひずみは系の非線形性によるもの[10]ではない．

そして，そのケプストラム：$c_n(100)$ $(=\alpha_n\times100)$ は，図5のようになる．これから，$\alpha_n>0$ $(n=2, 3, 4)$ であり，式(3)における二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．

3.2 正のフィードバック型モデルの特性

分散関係を図6(実線)に示す．$T\cong35$ ms に極大をもつ super-normal period[5],[24] (孤立パルスよりも速度の大きい期間)が生じる．このような単一の形のものは，

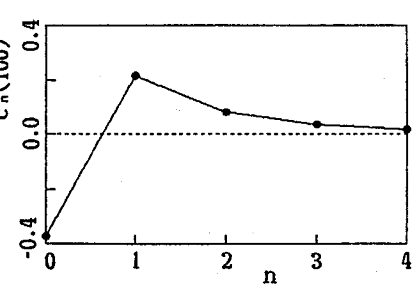


図5 系のケプストラム(負のフィードバック型)

Fig. 5 Cepstrum $c_n(100)$ of interspike intervals in the negative feedback model.

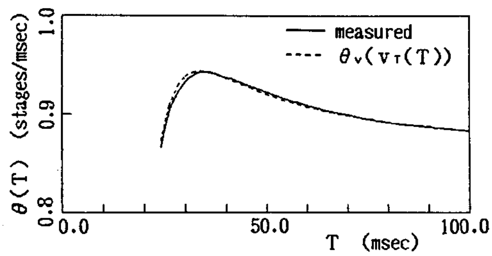


図6 分散関係（正のフィードバック型）
Fig. 6 Dispersion relation $\theta(T)$ in the positive feedback model.

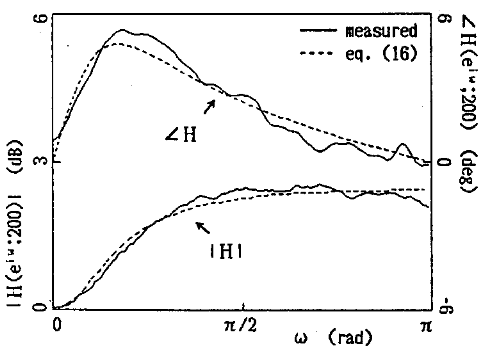


図7 間隔系列の伝達関数（正のフィードバック型）
Fig. 7 Transfer function $H(e^{i\omega};200)$ of interspike intervals in the positive feedback model.

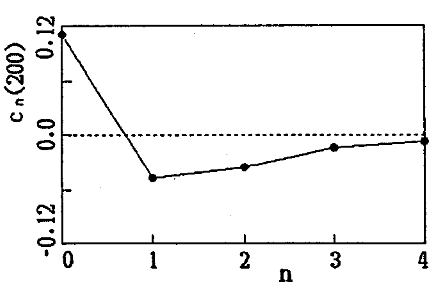


図8 系のケプストラム（正のフィードバック型）
Fig. 8 Cepstrum $c_n(200)$ of interspike intervals in the positive feedback model.

FHNモデルにおいても見られる振動的な分散関係[23]とは異なる．

図7に，super-normal period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：$\{T_j(0)\}\sim N(60\text{ ms},(10\text{ ms})^2)$を用いて得た，200段当り（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(6)から$a_0>0$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ひずみが見られる．

また，そのケプストラムは，図8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．

4. 近似解による解析

3変数FHNモデル（$\delta\ll\varepsilon\ll1$）のダイナミックスは，遅い変数：zをパラメータとみなすことにより，FHN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（付録**3.**，図A･3）．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（立上り時）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[12],[26]（FHNモデル（$z\equiv0$）では，立上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近似がよく成り立つ）．3変数FHN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，パルス速度を定めるものは，パルス通過時におけるvの値としてよい（次式）．

$$dt_j(x)/dx=1/\theta_v(v(x,t_j(x))) \tag{8}$$

$\theta_v(v)$は，vについて単調な関数で近似される．

ここで，$v(x,t_j)$は，次のような二つの指数関数の和で近似することができる（付録**3.**）．

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

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

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

$$\tau_w=1/\{\varepsilon(1/a+\gamma)\}$$

$$\tau_z=1/\{\delta(-k/(a+1/\gamma)+\eta)\}$$

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

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

$$m_z<m_w<0 \quad \text{（負のフィードバック型）}$$

$$m_w<0<m_z \quad \text{（正のフィードバック型）} \tag{9}$$

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（パルス幅に対応するパラメータ：T_pは，実際の波形から2.5 msとした）．

$m_w=-5.3\times10^{-1}$　$m_z=-2.8\times10^{-3}$

$\tau_w=3.8$ ms　$\tau_z=64$ ms

（負のフィードバック型）

$m_w=-4.2\times10^{-1}$　　$m_z=8.7\times10^{-4}$

$\tau_w=4.5$ ms　　$\tau_z=68$ ms

(正のフィードバック型)

式(9)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，$n\geqq2$ なる成分は無視できる (kinematic 近似に対応)．それに対して，z の緩和による右辺第2項の $n\geqq2$ 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(8)を通してパルス伝搬においても影響を与えるものとなる．

4.1 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．そのパルス通過時における v の値：$v_T(T)$ は，式(9)から次式のようになる．

$$v_T(T)=m_w/(\exp(T/\tau_w)-1)+m_z/(\exp(T/\tau_z)-1) \qquad (10)$$

分散関係 ($\theta(T)$) を得るために，ここでは $\theta_v(v)$ を次の1次関数で近似する．

$$\theta_v(v)=\theta(\infty)\cdot(1+v/v_0) \qquad (11)$$

図3および図6に，$\theta_v(v_T(T))$ 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，よく一致していると言える．$\theta_v(v_T(T))$ は近似的には二つの指数関数の和とみなせ，正のフィードバック型の場合の super-normal period 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．

4.2 間隔系列の伝達関数とケプストラム

ここでは，対象とするパルス列を，$\tau_w\ll T^0\sim O(\tau_z)$ なる T^0 の周りに分布する間隔系列：$\{T_j\}=\{T^0+T_j'\}$ ($T_j'\ll T^0$) をもつものとする (実験で用いた白色雑音系列に対応する)．このとき，j 番目のパルス通過時の v の値：$v(t_j)$ は，次式のように T_j' について線形近似される．

$$v(t_j)\cong m_z\sum_{n=0}^{\infty}\exp\left(-\left((n+1)T^0+\sum_{k=0}^{n}T_{j-k}'\right)\Big/\tau_z\right)$$
$$\cong m_zb/(1-b)\left(1-\sum_{n=0}^{\infty}b^nT_{j-n}'/\tau_z\right)$$
$$\cong v_T(T^0)\cdot\left(1-\sum_{n=0}^{\infty}b^nT_{j-n}'/\tau_z\right)$$
$$b=\exp(-T^0/\tau_z) \qquad (12)$$

ここで，$\exp(-T^0/\tau_w)=0$ としており，z の緩和による成分だけに着目している．

更に，式(8)の右辺を $v(T^0)$ の周りで線形近似し，式(12)および $dv_T(T^0)/dT\cong-v_T(T^0)/\tau_z$ から，次のように式(3)に対応する線形化微分方程式モデルが得られる．

$$dt_j(x)/dx=-\beta\sum_{n=0}^{\infty}b^nT_{j-n}'(x)+1/\theta(T^0)$$
$$\beta=d[1/\theta_v(v_T(T^0))]/dv_T\cdot v_T(T^0)/\tau_z$$
$$\cong-d[1/\theta(T^0)]/dT \qquad (13)$$
$$dT_j'(x)/dx=\beta\left\{-T_j'(x)+(1-b)\sum_{n=1}^{\infty}b^{n-1}T_{j-n}'(x)\right\} \qquad (14)$$

従って，系のケプストラムは，次のような公比を b とする幾何級数で近似される．

$$c_0(X)=-\beta X$$
$$c_n(X)=\beta X(1-b)b^{n-1} \qquad (n\geqq1) \qquad (15)$$

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 kinematic 近似に帰着する．

表1に，式(12)から得られる b の値 ($\exp(-T^0/\tau_z)$) と，図5および図8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 に関してのオーダ的には ($\sim10^2$ ms) 一致していると言える．

また，これから，伝達関数は次式のように得られる．

$$H(z;X)=\exp(\beta X(-1+z^{-1})/(1-bz^{-1}))$$
$$|H(e^{i\omega};X)|^2=\exp(2\beta X(1+b)(\cos(\omega)-1)/(1-2b\cos(\omega)+b^2))$$
$$\angle H(e^{i\omega};X)=-\beta X(1-b)\sin(\omega)/(1-2b\cos(\omega)+b^2) \qquad (16)$$

図4および図7の破線は上式によるものである (βX 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よく一致している．

間隔系列の変化の定性的性質は，β ($=-d[1/\theta(T^0)]/dT$) 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，$\beta>0$ のとき低域通過型，$\beta<0$ のとき高域増加型となる．そして，変化の大きさも $|\beta|$ によって評価される．$v_T(T)$ において $|m_z|\ll|m_w|$ であ

表1 ケプストラムの公比(b)の推定値

型	$\exp(-T^0/\tau_z)$	$1+c_1/c_0$	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

るので，zの影響はwによるものに比して，オーダ的に小さい（実験では，FHNモデル：10段（図A•2）に対して，負のフィードバック型：100段（図4），正のフィードバック型：200段（図7）であることに注意）．また，$\delta \to 0$のとき，$\tau_z \to \infty$故$b \to 1$となり蓄積効果は増すが，$|m_z| \propto \delta$故その影響は小さくなる．

5. むすび

神経繊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．本論文では，最も簡単な型の定性的モデルとして，FHN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FHNモデル）を考えた．そして，正と負の二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，遅い変数による蓄積的変化が生じることを通して説明される．

周期パルス列の分散関係は，二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super-normal periodが生じる．特に，super-normal periodは，HHモデルやFHNモデルにおける振動的なものとは異なり，単一のピークをもつものとなる．この形の分散関係は，実際の神経繊維において見られる[(5),(14),(24)]．

また，間隔系列の変化を記述する微分方程式モデルは，kinematic近似と異なり，二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．特に，分散の小さな（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（a_n）は，遅い変数の緩和の時定数により定まる公比（b）をも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．実験におけるコヒーレンスの値から系はほぼ線形とみなせるので，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（wの影響が無視できないような）間隔系列に対しては，コヒーレンスの値は小さくなり，系は非線形性を示す．

このような神経繊維の分散関係に基づくパルス間隔系列に対する変調機能は，パルス頻度としての信号にはほとんど影響を与えない．また，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，その変化は小さなものである．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などを考える際には考慮する必要があろう．

文献

(1) Ermentrout G. B.: "Period doubling and possible chaos in neural models", SIAM J. Appl. Math., **44**, 1, pp. 80-95 (1984).

(2) FitzHugh R.: "Mathematical models of excitation and propagation in nerve", Biological Engineering, ed. H. P. Schwan, McGraw-Hill, New York (1969). 池田謙一ほか訳："生体工学"，コロナ社 (1974).

(3) Fohlmeister J. F.: "Adaptation and accomodation in the squid axon", Biol. Cybern., **18**, pp. 49-60 (1975).

(4) Fohlmeister J. F.: "A theoretical study of neural adaptation and transient responses due to inhibitory feedback", Bull. Math. Biol., **41**, pp. 257-282 (1979).

(5) George S. A.: "Changes in interspike interval during propagation: quantitative description", Biol. Cybern., **26**, pp. 209-213 (1977).

(6) 林　初男，石塚　智："脳神経系のカオス的活動"，信学技報，**NLP88**-57 (1988).

(7) 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).

(8) 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**, 4, pp. 621-629 (1989-04).

(9) 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**, 6, pp. 1006-1008 (1989).

(10) 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"，信学技報，**NLP89**-7 (1989).

(11) 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).

(12) Keener J. P.: "Waves in excitable media", SIAM J. Appl. Math., **39**, 3, pp. 528-548 (1980).

(13) Keener J. P.: "Analog circuitry for the van der Pol and FitzHugh-Nagumo equations", IEEE Trans. Syst., Man & Cybern., **SMC-13**, 5, pp. 1010-1014 (1983).

(14) 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).

(15) 松本　元："神経興奮の現象と実体(上)，(下)"，丸善 (1981，1982).

(16) 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).

(17) Nagumo J., Arimoto S. and Yosizawa S.: "An active pulse transmission line simulating nerve axon", Proc. IRE, **50**, pp. 2061-2070 (Oct. 1962).

(18) 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).

(19) Plant R. E.: "Bifurcation and resonance in a model for bursting nerve cells", J. Math. Biol., **11**, pp. 15-32 (1981).

(20) 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).

(21) Rinzel J.: "Impulse propagation in excitable systems", eds. W. E. Stewart, H. W. Ray and C. C. Conley, Dynamics and Modeling of Reactive Systems, Academic Press, New York (1980).

(22) Rinzel J. and Keller J. B.: "Travelling wave solutions of a nerve conduction equation", Biophys. J., **13**, pp. 1313-1337 (1973).

(23) Rinzel J. and Maginu K.: "Kinematic analysis of wave pattern formation in excitable media", eds. C. Vidal and A. Pacault, Non-Equilibrium Dynamics in Chemical Systems, Springer, Berlin (1984).

(24) 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).

(25) Tu S. T.: "A phase plane analysis of bursting in the three-dimensional Bonhoeffer-van der Pol equations", SIAM J. Appl. Math., **49**, 2, pp. 331-343 (1989).

(26) 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).

(27) 吉永哲哉，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**, 10, pp. 1843-1851 (1988-10).

付　　録

1. 回路方程式と素子値

OP アンプを用いた等価回路における回路方程式は，次のようになる．

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

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

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

(負のフィードバック型)

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

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

$$C_4R_7 dz_k/dt = v_k - z_k$$

(正のフィードバック型)　(A・1)

$r=20\ \mathrm{k\Omega}$

$C_1=0.1\ \mu\mathrm{F}$

$C_2=1\ \mu\mathrm{F}$　$R_3=1\ \mathrm{k\Omega}$　$R_4=10\ \mathrm{k\Omega}$

$C_3=0.5\ \mu\mathrm{F}$　$R_5=0.1\ \mathrm{k\Omega}$　$R_6=1\ \mathrm{M\Omega}$

$C_4=10\ \mu\mathrm{F}$　$R_7=6.2\ \mathrm{k\Omega}$

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．

$$g(v+V_M)=\begin{cases}(V_C-v)/R_1 & (v\geqq V_C/2)\\ v/R_1 & (|v|<V_C/2)\\ (-V_C-v)/R_1 & (v\leqq -V_C/2)\end{cases} \qquad (\mathrm{A}\cdot 2)$$

$R_1=2.2\ \mathrm{k\Omega}$　$R_2=100\ \mathrm{k\Omega}$　$V_C\cong 12\ \mathrm{V}$

V_M の値は，回路が単安定となるように次のように設定した．

$V_M=9.1\ \mathrm{V}$　(負のフィードバック型)

$V_M=3.9\ \mathrm{V}$　(正のフィードバック型)

2. FHN モデルの伝搬特性[8]

3 変数 FHN モデルとの比較のために，FHN モデル(図 2 (a)，(b)に共通な部分)におけるパルス列の伝搬特性を示す．

図A・1 に，分散関係 ($\theta(T)$) を示す．相対不応期に対応する期間は，$T<30$ ms 程度である．また，図A・2 の実線は，相対不応期内に分布する正規白色雑音系列：$\{T_j(0)\}\sim N(20\ \mathrm{ms}, (1\ \mathrm{ms})^2)$ を用いて得た，間隔系列に対する 10 段当りの伝達関数 ($H(e^{i\omega}; 10)$) である．これは，kinematic 方程式の線形近似により導かれるもの (破線，式(A・3)) によりよく近似される．ケプストラムは，$c_1/c_0\cong -1.0$，$|c_n/c_0|<0.01\ (n\geqq 2)$ である．

$$H(z;X)=\exp(\beta X(-1+z^{-1}))$$
$$|H(e^{i\omega};X)|^2=\exp(2\beta X(\cos(\omega)-1))$$
$$\angle H(e^{i\omega};X)=-\beta X\sin(\omega) \qquad (\mathrm{A}\cdot 3)$$

3. 近似解の構成

図A・3 は，3 変数 FHN モデル (式(7)) において，z をパラメータとみなしたときの (v, w) 平面における，パルスの通過に伴う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三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

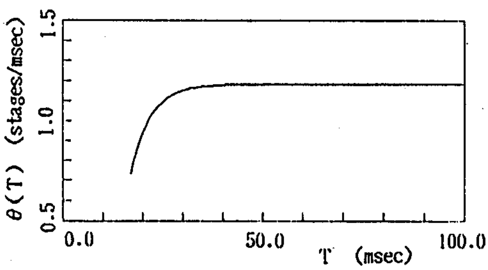
リターン点から平衡点：$(\bar{v}(z), \bar{w}(z))$ への，$dv/dt=0$ 上での移動．

(T3)　$t\sim O(1/\delta)$：z の緩和過程

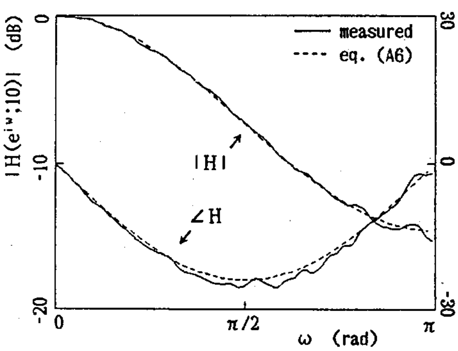
z の変化による $dv/dt=0$ のグラフの w 軸方向の移動に伴う，平衡点の移動．

今，$(v, w, z)=(0, 0, 0)\ (t<0)$ とし，$t=0$ をパルスの通過時 (立上り時) とする．

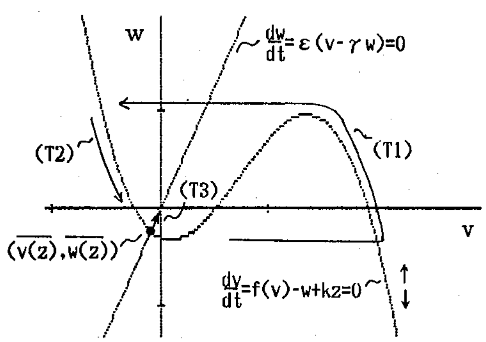
(T1)における $v(t)$ の遷移過程を，大きさ：1，幅：



図A・1 分散関係(FHN モデル)
Fig. A・1 Dispersion relation $\theta(T)$ in the FHN model.



図A・2 間隔系列の伝達関数(FHN モデル)
Fig. A・2 Transfer function $H(e^{i\omega}; 10)$ of interspike intervals in the FHN model.



図A・3 パルス軌跡の (v, w) 平面における模式図
Fig. A・3 Schematic spike trajectory projected on the v-w plane with z regarded as a parameter.

T_p のパルスとして近似する．そして，(T2)，(T3)においては，$\varepsilon \ll 1$ 故 $dv(t)/dt=0$ とし，$v(t)$ は次の関係式を満たすものとする．

$$v(t)=U(t)U(T_p-t)-w(t)/a+kz(t)/a$$
$$U(t)=0 \quad (t<0)$$
$$\quad\ \ 1 \quad (t\geq 0) \qquad (\mathrm{A}\cdot 4)$$

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(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．

$$w(t)=w_1(t)+\bar{w}(z(t))$$
$$\bar{w}(z)=k/(a\gamma+1)z \qquad (\mathrm{A}\cdot 5)$$

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

$$dw_1(t)/dt$$
$$=-\varepsilon(1/a+\gamma)w_1(t)+\varepsilon U(t)U(T_p-t) \qquad (\mathrm{A}\cdot 6)$$
$$w_1(t)=\varepsilon\tau_w\{\exp(T_p/\tau_w)-1\}\exp(-t/\tau_w)$$
$$\tau_w=1/\{\varepsilon(1/a+\gamma)\} \qquad (\mathrm{A}\cdot 7)$$

これから，$z(t)$ は次式のようになる．

$$dz(t)/dt$$
$$=-\delta(-k/(a+1/\gamma)+\eta)z(t)$$
$$+\delta\{U(t)U(T_p-t)-w_1(t)/a\} \qquad (\mathrm{A}\cdot 8)$$
$$z(t)=\delta\tau_z\{\exp(T_p/\tau_z)-1\}\exp(-t/\tau_z)$$
$$+\delta\varepsilon\tau_w\{\exp(T_p/\tau_w)-1\}/\{a(1/\tau_w-1/\tau_z)\}$$
$$\cdot\{\exp(-t/\tau_w)-\exp(-t/\tau_z)\}$$
$$\tau_z=1/\{\delta(-k/(a+1/\gamma)+\eta)\} \qquad (\mathrm{A}\cdot 9)$$

以上を式(A・4)に用いれば，$v(t)$ として，次式を得る(m_w, m_z, τ_w, τ_z は，式(9)に示す)．

$$v(t)=m_w\exp(-t/\tau_w)+m_z\exp(-t/\tau_z)$$
$$(t>T_p) \qquad (\mathrm{A}\cdot 10)$$

(平成2年6月8日受付，9月14日再受付)

堀川　洋

昭58東大・工・計数卒．昭60同大大学院修士課程了．同年長崎総合科学大・工・情報制御工学コース助手．生体情報処理に関する研究に従事．