

神経回路による生物リズムの発生機構

遠 藤 秀 治
福岡教育大学技術科電気工学教室
(1984年7月17日 受理)

Mechanisms for Generation of Biological Rhythms in Neural Networks

Shuji ENDO

Department of Technology, Fukuoka University of Education

Abstract

A life body has biological rhythms with low frequencies such as circatidal, circadian, circalunar and circannual rhythms, which represent a feature of biological clocks.

Such biological rhythms, which are considered to be obtained in the process of an evolution, play an important role to control the life body.

There are few previous papers discussing the mechanism for generating the low frequency rhythms. The reason is that the frequency of the rhythms is very low as compared with that of usual non-linear neural oscillations and it is difficult to realize mechanisms with a clear physical meaning.

In this paper three neural mechanisms are proposed to generate low frequency rhythms. The first is due to the decrease of an intrinsic frequency in a neural network. The decrease is attained by following three methods; (1) decreasing the time constant directly, (2) addition of the recurrent inhibitory connection, (3) connecting neural oscillators inhibively in a ring form. The system made by the last method is represented and analyzed by use of matrices. As a result, it is shown that the system has a stable oscillation with a low frequency.

The second is to generate the frequency with a difference between two input rhythms. The frequency difference can be get by operations such as multiplication and summation in the neural network.

The last is to connect the networks in cascade with short or long length inhibition. This circuit is also known as a model of reverberation or short term memory.

1. はじめに

人間を含めて生物には種々の周期を持つリズム現象がある。例えば、神経細胞の発火現象であるミリ秒周期のインパルスから、環境サイクルと関係の深いリズム、潮汐リズム(周期は約12.4時間)、概日リズム(約24時間)、太陰リズム(約29.5日)そして概年リズム(約一年)まで幅広く見られる。これは生物リズムと称せられ生物学的な測時機構の表れであり、長い進化過程で生物が生体制御のために獲得した性質のひとつである。

中でも特に概日リズムは生物リズムの中で最も普遍的に見られる現象である。これは単細胞生物の生理機能—光合成、細胞分裂、グロ—およびフラッシュの活動リズムから、昆虫の歩行や飛翔などの活動リズム、哺乳類の睡眠—覚醒パターン—のリズムまであらゆる生命活動に見られる現象である。

しかもこの概日リズムは温度補償性、時間要因のない環境下でも持続すること、そして周

期性環境に同調することなどから、内因性の自律振動であると言われている¹⁾⁻²⁾。

しかしながら、概日リズムはその現象についての報告が多く見られるにもかかわらず、リズムの発生機構そのものについての報告は少ない³⁾。

また、最近の神経生理学、解剖学の報告によれば多くの動物において神経系の一部が概日リズムのペースメーカーとなっていると述べられている⁴⁾。特に、*Aplysia* の複眼や腹部神経節、ゴキブリやコウロギの視葉、鳥類の松果体と視交叉上核 (SCN)、またゲッ歯類の視交叉上核などが知られている。

これらの見地から著者は神経回路の立場に立ち、概日リズムの発生可能な一つの回路モデルを提案して来た⁵⁾⁻⁸⁾。

ところで、これまでに概日リズムの発生機構については生化学的な立場のクロノン説⁹⁾、や膜モデル¹⁰⁾ が提唱されている。また、数学的な理論モデルとしては Pavlidis によるモデル¹¹⁾ がある。しかし、前者の化学的な立場では概日リズムの持つ固有の性質 (温度補償性など) の説明や24時間周期と言う低周波リズムとの対応に、また後者の数学モデルでは実際の生体系との対応づけに疑問が残る。

また、リズムの発生を単に2次の非線形振動でモデル化する場合も多い¹²⁾¹³⁾。これは非線形振動が引き込み (同調) 現象などの性質に対応づけが容易なためである。しかし、これを直接神経回路の低周波リズム発生モデルと見なしたり、実際の生体神経系に対応づけを行なうことには困難がある。

以上の様に、現在神経回路による概日リズムのような低周波リズムの発生については、その機構はほとんど明らかになっていない。

したがって、本論文では、幾つかの新しい低周波リズム (生物リズム) を発生する神経回路を提案し、これに従来のモデルを含めてこれらを系統的に分類し、リズム発生の機構を明らかにしようとするものである。

基本的原理としては大別して3つの方法による。ひとつは、系の持つ固有周波数の低減をはかる発生機構である。これには構成するニューロンの膜電位の時定数を増加する方法、新たに回帰性の抑制性結合を持たせる方法、そして、2個の振動体および多数の振動体間に相互抑制性結合を持たす方法がある。

また、多数の振動体を含むシステムにおいて振動体間の結合を系の行列で分類し、種々の系の行列に対する回路構造を明らかにし、それぞれの回路方程式をもとに低周波リズムの発生機構を調べた。

次に第2の発生機構は、2つの固有周波数の差を低周波リズムの周期として与える方法である。この場合、神経系の機能により入力積の作用および和の作用により2通りの方法があることを示した。

最後に、第3の発生機構として縦続に接続した振動体の回路構造において、興奮の活動が伝播することにより低周波リズムを得る方法について述べた。

2. 固有周波数の低減による発生機構

神経回路において、興奮性ニューロンと抑制性ニューロンを相互に結合することにより振動体を構成することができる。この振動体の固有周波数は脳波等に見られるように本来高い周波数のリズムである。

ここでは、この振動体自身の固有周波数を低減する方法とこの振動体を多数結合すること

により等価的に固有周波数を低減する方法を考える。

この基本的な振動体は安定である必要性から本来リミットサイクルを持つ非線形振動であるべきものであるが、ここでは議論を簡単にするため線形振動であるとして考える。

また、多くのニューロンの膜電位の時定数や入出力関数も全て同一であるものとして取扱う。

(2-1) 時定数の増大による方法

安定な振動出力を持つ神経振動体のひとつは図1に示す興奮性ニューロンに自己結合を持つ回路が考えられる。自己結合を W_{ee} とし、興奮性ニューロンと抑制ニューロン間の結合係数(シナプス結合係数)を同図の通りとする。また、それぞれの膜電位を u_e, u_i 、時定数を同じ τ とし、入出力関数を $F[u]$ とおくと、この系の方程式は次の式(2-1)、(2-2)となる。

$$\tau \dot{u}_e + u_e = W_{ee}F[u_e] - W_{ei}F[u_i] \quad \dots (2-1)$$

$$\tau \dot{u}_i + u_i = W_{ie}F[u_e] \quad \dots (2-2)$$

但し、 $\dot{}$ は d/dt を表わす。

ここで、入出力関数として図2に示すような場合、 $F[u] = Au$ (A : 定数) とおき、しかも系の活動が常に線形範囲内で行なわれるとすると上式は次式とできる。

$$\tau \dot{u}_e + u_e = AW_{ee}u_e - AW_{ei}u_i \quad \dots (2-3)$$

$$\tau \dot{u}_i + u_i = AW_{ie}u_e \quad \dots (2-4)$$

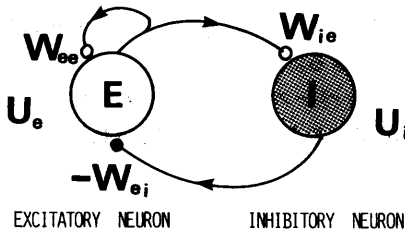


Fig. 1 A Neural oscillator.

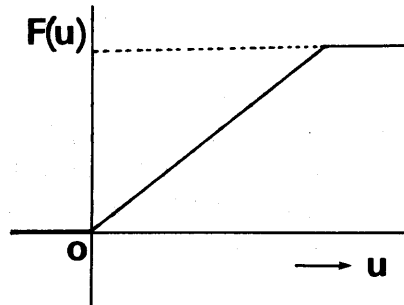


Fig. 2 Characheristics function curve between input and output.

次に、上式からこの系の振動条件およびその振動周波数 ω_0 を求める。式(2-3)、(2-4)より u_i を消去し u_e に関する方程式を求めると次式(2-5)となる。

$$\tau^2 \ddot{u}_e + \tau(2 - AW_{ee})\dot{u}_e + (A^2W_{ie}W_{ei} + 1 - AW_{ee})u_e = 0 \quad \dots (2-5)$$

但し、 $\ddot{}$ は d^2/dt^2 を表わす。

これより系の固有値から振動条件を求めると、

$$AW_{ee} - 2 > 0 \quad \dots (2-6)$$

となる。同様に、振動の固有周波数 ω_0 は、

$$\omega_0 = A\sqrt{4W_{ie}W_{ei} - W_{ee}^2}/2\tau \quad \dots (2-7)$$

と求められる。

このことから、図1に示す系から低周波リズムを得るためにはニューロンの膜電位の時定数 τ を大きくすることにより可能なることがわかる。

しかしながら、実際にニューロンの時定数 τ を極端に大きくすることは不可能でありリズムはせいぜい数十秒の周期である¹⁴⁾。

故に、この系による神経振動体は以下に述べる低周波リズム発生機構の基本振動体として用いることにする。このための簡略化を行なう。式(2-5)から \dot{u}_e の項を零とする条件、

$$AW_{ee}=2 \quad \dots(2-8)$$

における神経振動体を考えるものとする。

この場合には系は次式で表わされる調和振動である。

$$\ddot{x} + \omega_a^2 x = 0 \quad \dots(2-9)$$

但し、 $x = u_e$ 、 $\omega_a = \sqrt{\frac{4W_{ie}W_{ei}}{W_{ee}^2} - 1} / \tau$ である。

なお、基本的な他の神経振動体として単一ニューロンによる方法もある。これは出力をある遅延時間後自己回帰するタイプや一定入力に対して弛張発振を行なうタイプなどが考えられる¹³⁾。しかし、以下の取扱いには不向きであるためここでは詳しくは述べない。

また、図1の系による振動体の特性については文献¹⁵⁾に詳しく議論している。

ところで、Ehret & Trucco による概日リズムのモデル、クロノン説⁹⁾は細胞核内のゆっくりした周期的 DNA 転写時間を概日リズムの周期約24時間に対応させたものであり、一方、Njus 等による膜モデル¹⁰⁾は細胞膜にゆるやかで周期的な透過性が生じることで概日リズムを説明しようとするモデルである。いずれにせよ、これら生化学的な反応から低周波リズムの発生を考察するモデルであるが、この中に生じるゆるやかな周期的な反応を上記のニューロンの膜電位時定数の増大化に対応して考えれば明らかにこの2つのモデルは時定数増大による発生機構のタイプであると考えられることができる。

また、新しいところでは Carpenter 等によるゲートペースメーカー¹⁶⁾も、化学伝達物質のゆるやかな正帰還作用から概日リズムの発生を説明するものであり、時定数増大による同様のタイプと見なせる。

(2-2) 回帰性結合の付加による方法

単一の振動体において固有周波数を低減させる第2の方法は図3に示す通り、新たな回帰性抑制結合を付加することである。なお、回路の具体的構造は同図(a)に表わすが、以下の議論で使用する基本神経振動体は同一のものとするので、同図(b)の様に表わすものとする。

図3の系は興奮性ニューロンから抑制性ニューロンへの結合に介在性の抑制性ニューロンを経由して $-\gamma$ の係数で新たに結合が加わるものである。この場合の系の方程式は式(2-10)、(2-11)となる。

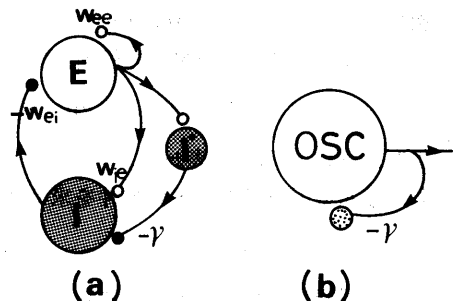


Fig. 3 A neural oscillator with a recurrent inhibition; (a) a structure of circuit, (b) a rough sketch.

$$\tau \dot{u}_e + u_e = W_{ee}F(u_e) - W_{ei}F(u_i) \quad \dots (2-10)$$

$$\tau \dot{u}_i + u_i = W_{ie}F(u_e) - \gamma F(u_e) \quad \dots (2-11)$$

ここでも入出力関数 $F(u) = Au$ とおいて上式を変形すると式(2-12), (2-13)となる。

$$\tau \dot{u}_e + u_e = AW_{ee}u_e - AW_{ei}u_i \quad \dots (2-12)$$

$$\tau \dot{u}_i + u_i = A(W_{ie} - \gamma)u_e \quad \dots (2-13)$$

これより u_i を消去し, u_e に関する式に整理すると式(2-14)となる。

$$\tau^2 \ddot{u}_e + \tau(2 - AW_{ee})\dot{u}_e + \{(1 - AW_{ee}) + A^2W_{ei}(W_{ie} - \gamma)\}u_e = 0 \quad \dots (2-14)$$

このことから, 図3の系の振動条件は,

$$AW_{ee} - 2 > 0 \quad \dots (2-15)$$

となり前節と同じである。

また, この系の固有周波数 ω'_0 を求めると式(2-14)から,

$$\omega'_0 = A\sqrt{4W_{ei}(W_{ie} - \gamma) - W_{ee}^2}/2\tau \quad \dots (2-16)$$

と求まる。この ω'_0 は明らかに前節の固有周波数 ω_0 と比べても減少していることがわかる。

故に, 興奮性ニューロンから抑制性ニューロンへ新たな抑制性入力 $-\gamma$ を付加することで振動体の固有周波数をさらに低減することが可能であることを示している。

$AW_{ee} = 2$ の場合は, これを式(2-14)に代入すると,

$$\ddot{x} + (\omega_a^2 - \omega_r^2)x = 0 \quad \dots (2-17)$$

となる。

但し, $x = u_e$,

$$\omega_a = \sqrt{\frac{4W_{ei}W_{ie}}{W_{ee}^2} - 1}/\tau, \quad \omega_r = 2\sqrt{W_{ei}\gamma}/W_{ee}\tau \quad \dots (2-18)$$

である。

明らかに調和振動の固有周波数が ω_a から $\sqrt{\omega_a - \omega_r}$ へと低減していることを示している。

(2-3) 2個の振動体間に結合を持つ方法

2個の神経振動体が相互に抑制結合を持つ場合, 両者の膜電位の和の振動周波数はもとの振動体固有周波数よりも低い値となる。この原理を低周波リズムの発生に利用する。

図4に示す神経回路は2つの振動体 osc-1, osc-2 を持ち, 双方の間に $-\gamma$ の抑制結合があるものとする。なお, 2つの振動体の固有周波数は同じ値 ω_a を持ち, また回路定数も全て同一の値を持つものとして議論を簡単化する。

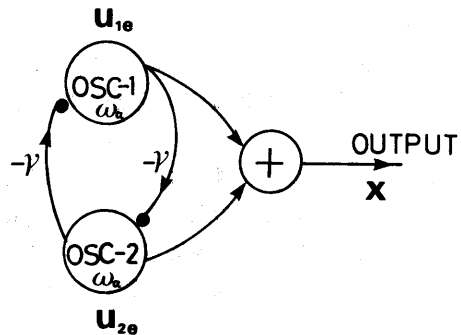


Fig. 4 Two coupled neural oscillators circuit with mutual inhibition; this is called type-I.

今、各振動体の膜電位を u_{1e} , u_{1i} 及び u_{2e} , u_{2i} とするとこの回路の方程式は式(2-19)～(2-22)となる。

$$\tau \dot{u}_{1e} + u_{1e} = W_{ee}F(u_{1e}) - W_{ei}F(u_{1i}) \quad \dots(2-19)$$

$$\tau \dot{u}_{1i} + u_{1i} = W_{ie}F(u_{1e}) - \gamma F(u_{2e}) \quad \dots(2-20)$$

$$\tau \dot{u}_{2e} + u_{2e} = W_{ee}F(u_{2e}) - W_{ei}F(u_{2i}) \quad \dots(2-21)$$

$$\tau \dot{u}_{2i} + u_{2i} = W_{ie}F(u_{2e}) - \gamma F(u_{1e}) \quad \dots(2-22)$$

同様に線形の入出力関数: $F(u) = Au$ を考慮することにして上式を変形すると式(2-23)～(2-26)となる。

$$\tau \dot{u}_{1e} + u_{1e} = AW_{ee}u_{1e} - AW_{ei}u_{1i} \quad \dots(2-23)$$

$$\tau \dot{u}_{1i} + u_{1i} = AW_{ie}u_{1e} - A\gamma u_{2e} \quad \dots(2-24)$$

$$\tau \dot{u}_{2e} + u_{2e} = AW_{ee}u_{2e} - AW_{ei}u_{2i} \quad \dots(2-25)$$

$$\tau \dot{u}_{2i} + u_{2i} = AW_{ie}u_{2e} - A\gamma u_{1e} \quad \dots(2-26)$$

これらの式から u_{1i} , u_{2i} を消去し u_{1e} , u_{2e} の式に変形すると次式(2-27), (2-28)となる。

$$\tau^2 \ddot{u}_{1e} + \tau(2 - AW_{ee})\dot{u}_{1e} + (1 + A^2W_{ie}W_{ei} - AW_{ee})u_{1e} = A^2\gamma W_{ei}u_{2e} \quad \dots(2-27)$$

$$\tau^2 \ddot{u}_{2e} + \tau(2 - AW_{ee})\dot{u}_{2e} + (1 + A^2W_{ie}W_{ei} - AW_{ee})u_{2e} = A^2\gamma W_{ei}u_{1e} \quad \dots(2-28)$$

ここで、 $X = u_{1e} + u_{2e}$ とおき上式から X に関する式を導出すると式(2-29)となる。

$$\tau^2 \ddot{X} + \tau(2 - AW_{ee})\dot{X} + (1 + A^2W_{ie}W_{ei} - W_{ee})X = A^2\gamma W_{ei}X \quad \dots(2-29)$$

よって、振動条件は、

$$AW_{ee} - 2 > 0 \quad \dots(2-30)$$

となり、また系のおよその振動周波数: ω_{a1} は次式(2-31)と与えられる。

$$\omega_{a1} = A\sqrt{4W_{ei}W_{ie} - W_{ee}^2 - 4\gamma W_{ei}}/2\tau \quad \dots(2-31)$$

式(2-31)から明らかに ω_{a1} は式(2-7)で与えられる各振動体の固有周波数 ω_a に比べて小さくなっていることがわかる。

従って、図4による系は低周波リズムの発生機構のひとつとして考えることができる。この場合、低周波リズムの周波数 ω_{a1} は各振動体のパラメータ定数と結合係数の大ききで決定される。

この2個の振動体から双方の膜電位活動の和が低周波リズムとして与えられることは2個の振動体の活動に 180° の位相差があることを意味している。この様子を図5に波形で示した。

なお、この系の回路構成において2個の振動体間の結合を相互興奮性 (γ) とする場合には、双方の振動体の膜電位の差 ($u_{1e} - u_{2e}$) が低周波リズムとなる。その回路を図6に示す。

さて、前節と同様に基本的な振動の考察を行なうため調和振動の場合を考える。 $AW_{ee} = 2$ を式(2-27), (2-28)に代入して次式を得る。

$$\ddot{x}_1 + \omega_2^2 x_1 = \omega_1^2 x_2 \quad \dots(2-32)$$

$$\ddot{x}_2 + \omega_1^2 x_2 = \omega_2^2 x_1 \quad \dots(2-33)$$

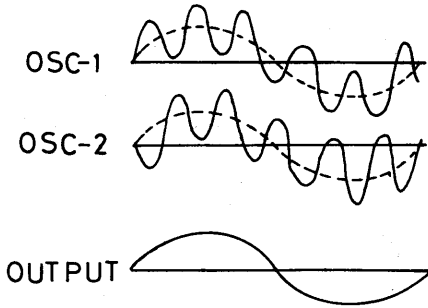


Fig. 5 Output wave of the system in Fig. 4.

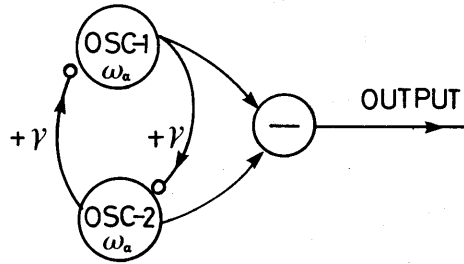


Fig. 6 Two coupled neural oscillators circuit with mutual excitation.

但し、 $u_{1e}=x_1$, $u_{2e}=x_2$, ω_a は各振動体の固有波数、 ω_r は抑制結合 $-\gamma$ により決まる周波数である。ここで $X=x_1+x_2$ とおくと2式は

$$\begin{aligned} \ddot{X} + \omega_a^2 X &= \omega_r^2 X \\ \therefore \ddot{X} + (\omega_a^2 - \omega_r^2) X &= 0 \end{aligned} \quad \dots(2-34)$$

となり、明らかに γ の効果による系の固有周波数の低減がなされていることがわかる。また、式の表現を簡単化するために、

$$X = \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix}, \quad A_1 = \begin{bmatrix} \omega_a^2 & -\omega_r^2 \\ -\omega_r^2 & \omega_a^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-35)$$

とおくと式(2-32), (2-33)は次の様に表現することができる。

$$\ddot{X} + A_1 \cdot X = 0 \quad \dots(2-36)$$

ここで、(2-35)式で与えられる系の行列 A_1 を持つ発生回路を2振動体タイプIの発生回路とする。

次に、2個の振動体を持つ低周波リズム発生回路が図7のような回路構成で与えられる場合を考える。この回路は図4の系と異なりあらかじめ各振動体の膜電位の和を取り、その値を各振動体に抑制性 $-\gamma$ で回帰する。この時も膜電位の和の活動は低周波リズムとなることが示される。この場合も回路は対称性を持たせてある。

図7の系の方程式は次式(2-37)~(2-40)となる。

$$\tau \dot{u}_{1e} + u_{1e} = W_{ee} F(u_{1e}) - W_{ei} F(u_{1i}) \quad \dots(2-37)$$

$$\tau \dot{u}_{1i} + u_{1i} = W_{ie} F(u_{1e}) - \gamma F(u_{1e} + u_{2e}) \quad \dots(2-38)$$

$$\tau \dot{u}_{2e} + u_{2e} = W_{ee} F(u_{2e}) - W_{ei} F(u_{2i}) \quad \dots(2-39)$$

$$\tau \dot{u}_{2i} + u_{2i} = W_{ie} F(u_{2e}) - \gamma F(u_{1e} + u_{2e}) \quad \dots(2-40)$$

同様に線形の入出力関数 $F(u) = Au$ として上式を整理すると式(2-41)~(2-44)となる。

$$\tau \dot{u}_{1e} + u_{1e} = AW_{ee} u_{1e} - AW_{ei} u_{1i} \quad \dots(2-41)$$

$$\tau \dot{u}_{1i} + u_{1i} = AW_{ie} u_{1e} - A\gamma(u_{1e} + u_{2e}) \quad \dots(2-42)$$

$$\tau \dot{u}_{2e} + u_{2e} = AW_{ee} u_{2e} - AW_{ei} u_{2i} \quad \dots(2-43)$$

$$\tau \dot{u}_{2i} + u_{2i} = AW_{ie} u_{2e} - A\gamma(u_{1e} + u_{2e}) \quad \dots(2-44)$$

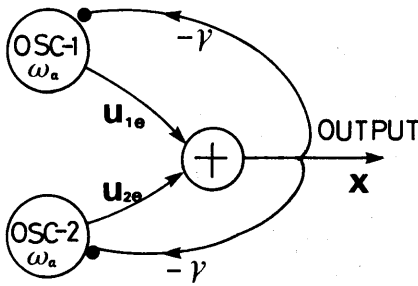


Fig. 7 Two coupled neural oscillators circuit with mutual inhibition; this is called type-II.

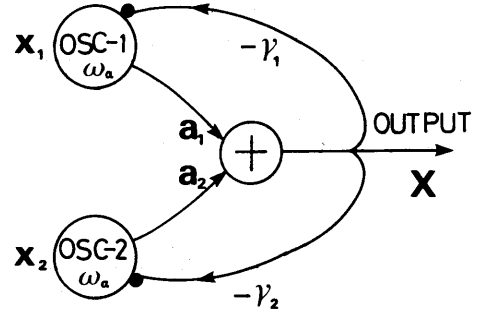


Fig. 8 Modified circuit of type-II model.

同様にして上式から u_{1i} , u_{2i} を消去し u_{1e} , u_{2e} の式に変形し直すと次式(2-45), (2-46)となる。

$$\tau \ddot{u}_{1e} + \tau(2 - AW_{ee})\dot{u}_{1e} + (1 - AW_{ee} + A^2W_{ie}W_{ei} - A^2\gamma W_{ei})u_{1e} = A^2\gamma W_{ei}u_{2e} \quad \dots(2-45)$$

$$\tau \ddot{u}_{2e} + \tau(2 - AW_{ee})\dot{u}_{2e} + (1 - AW_{ee} + A^2W_{ie}W_{ei} - A^2\gamma W_{ei})u_{2e} = A^2\gamma W_{ei}u_{1e} \quad \dots(2-46)$$

これらの式から, $X = u_{1e} + u_{2e}$ に関して次式を得る。

$$\tau^2 \ddot{X} + \tau(2 - AW_{ee})\dot{X} + (1 - AW_{ee} + A^2W_{ie}W_{ei} - A^2\gamma W_{ei})X = A^2\gamma W_{ei}X \quad \dots(2-47)$$

従って,

$$\bullet \text{ 振動条件: } \quad AW_{ee} - 2 > 0 \quad \dots(2-48)$$

$$\bullet \text{ 発振周波数: } \quad \omega_{a2} = A\sqrt{4W_{ei}W_{ie} - W_{ee}^2 - 8\gamma W_{ei}}/2\tau \quad \dots(2-49)$$

と求められる。

明らかに図7の系の発生する周波数も各振動体の固有周波数より低周波リズムとできることがわかる。

また, $AW_{ee} = 2$ の調和振動の場合を考えると式(2-45), (2-46)は次式となる。

$$\ddot{x}_1 + \omega_a^2 x_1 - \omega_r^2 x_1 = \omega_r^2 x_2 \quad \dots(2-50)$$

$$\ddot{x}_2 + \omega_a^2 x_2 - \omega_r^2 x_2 = \omega_r^2 x_1 \quad \dots(2-51)$$

但し, $x_1 = u_{1e}$, $x_2 = u_{2e}$, ω_a は各振動体の固有周波数, ω_r は抑制結合 $-\gamma$ により決まる周波数。

ここで, 上述のベクトル表現を用いると系の行列 A_{II} が式(2-52), (2-53)より,

$$A_{II} = \begin{bmatrix} \omega_a^2 - \omega_r^2 & -\omega_r^2 \\ -\omega_r^2 & \omega_a^2 - \omega_r^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-55)$$

と与えられるので前述と同じ形の式,

$$\ddot{X} + A_{II}X = 0 \quad \dots(2-56)$$

が得られる。ここで, A_{II} を持つ低周波リズムの発生機構図7の系をタイプIIの発生回路とする。

さて次に, タイプIIの系がより一般的な回路構造となる場合にも低周波リズムの発生回路となることを示す。図8はこれを示したもので各振動体からの結合がより一般的な一次結合

$a_1x_1 + a_2x_2$ (a_1, a_2 は定数) で与えられ、しかも各振動体への回帰結合も $-\gamma_1, -\gamma_2$ と異なっているものとする。

この系の方程式は上述の同様な議論から $AW_{**} = 2$ の場合には、次の式(2-57)、(2-58)で与えられる。

$$\ddot{x}_1 + \omega_\alpha^2 x_1 = \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{**}^2} (\gamma_1 a_1 x_1 + \gamma_1 a_2 x_2) \quad \dots(2-57)$$

$$\ddot{x}_2 + \omega_\alpha^2 x_2 = \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{**}^2} (\gamma_2 a_1 x_1 + \gamma_2 a_2 x_2) \quad \dots(2-58)$$

但し、 ω_α は各振動体の固有周波数。

また、ここで $\omega_{r11}^2, \omega_{r12}^2, \omega_{r21}^2, \omega_{r22}^2$ を式(2-59)の様におくと、この系の行列 A_{II}^* は式(2-60)となりベクトル表現による系の記述は式(2-61)とできる。

$$\left. \begin{aligned} \omega_{r11}^2 &= \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{**}^2} \gamma_1 a_1, & \omega_{r12}^2 &= \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{**}^2} \gamma_1 a_2 \\ \omega_{r21}^2 &= \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{**}^2} \gamma_2 a_1, & \omega_{r22}^2 &= \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{**}^2} \gamma_2 a_2 \end{aligned} \right\} \quad \dots(2-59)$$

故に、

$$A_{II}^* = \begin{bmatrix} \omega_\alpha^2 - \omega_{r11}^2 & -\omega_{r12}^2 \\ \omega_{r21}^2 & \omega_\alpha^2 - \omega_{r22}^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-60)$$

従って、

$$\dot{X} + A_{II}^* X = 0 \quad \dots(2-61)$$

また、系の出力周波数を求める。今、 $X = a_1x_1 + a_2x_2$ とおき式(2-57)の両辺を a_1 倍、式(2-58)の両辺を a_2 倍して両式の辺々の和をとると次式となる。

$$\begin{aligned} &(a_1\ddot{x}_1 + a_2\ddot{x}_2) + \omega_\alpha^2(a_1x_1 + a_2x_2) \\ &= \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{**}^2} (\gamma_1 a_1 + \gamma_2 a_2) (a_1x_1 + a_2x_2) \end{aligned}$$

つまり、

$$\dot{X} + [\omega_\alpha^2 - (\omega_{r11}^2 + \omega_{r22}^2)] X = 0 \quad \dots(2-62)$$

同様に、系の出力周波数は各振動体の固有周波数に比べて低減化できていることがわかる。また、この系は結合係数 $a_1, a_2, -\gamma_1, -\gamma_2$ が全て異なっている場合でも低周波リズムの発生が可能となるので神経回路による実現性の点からも好都合である。

即ち、系の出力周波数は回路のパラメータ a_1, a_2 及び γ_1, γ_2 により決定されるため、各振動体の固有周波数が変動した場合でもこの回路のパラメータ ($a_1, a_2, \gamma_1, \gamma_2$) の変化によって修正することができる。

従って、このことはシナプスの学習作用によって系の出力周波数を制御することができ、神経回路による生物リズムの発生機構の安定化が容易に実現できる。

(2-4) 多数の振動体間に結合を持つ場合

実際の生体リズムを発生するペースメーカーは多数の振動体から成るものと考えられてい

る³⁾¹⁷⁾。このことを踏まえここでは多数の振動体を含む系で低周波リズムを発生する方法について考える。

この場合、このような系への拡張にはタイプIの拡張とタイプIIの拡張が考えられる。

なお、構成する基本振動体の固有周波数は全て ω_a で等しいものとする。また、系の状態変数としては各振動体の興奮性ニューロンの膜電位を表わす x_i を用いる。

[i] タイプIの拡張:

図4を用いて多数振動体の系を構成すると図9の様になる。この回路構成は全ての構成振動体と相互に抑制結合 $-\gamma$ を持つ場合である。

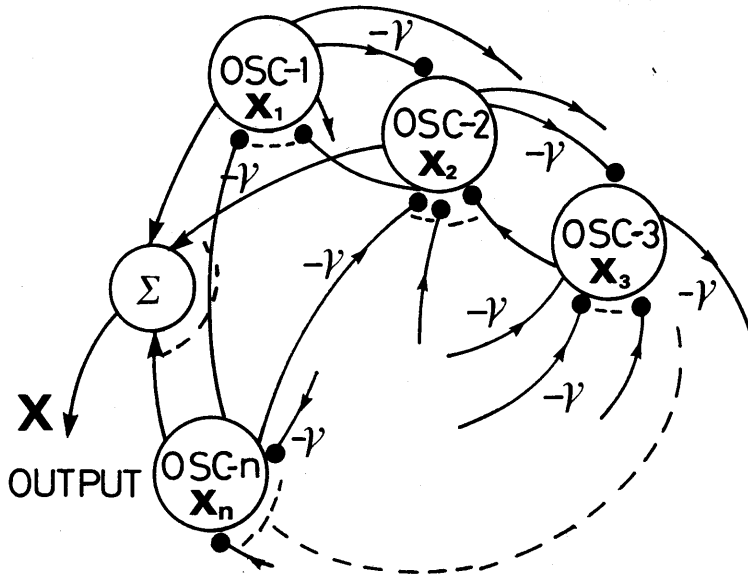


Fig. 9 Multi connected neural oscillators circuit obtained by developing type-I.

この場合の系の方程式は相互抑制係数 $-\gamma$ により決まる値 ω_r を用いると次式となる。

$$\left. \begin{aligned} \ddot{x}_1 + \omega_a^2 x_1 &= \omega_r^2 x_2 + \omega_r^2 x_3 + \dots + \omega_r^2 x_n \\ \ddot{x}_2 + \omega_a^2 x_2 &= \omega_r^2 x_1 + \omega_r^2 x_3 + \dots + \omega_r^2 x_n \\ \vdots & \\ \ddot{x}_n + \omega_a^2 x_n &= \omega_r^2 x_1 + \omega_r^2 x_2 + \dots + \omega_r^2 x_{n-1} \end{aligned} \right\} \dots(2-63)$$

但し、 ω_a は固有周波数、 ω_r は γ により決まる値であり式(2-18)と同じ。

$$\omega_a = \sqrt{\frac{4W_{ei}W_{ie}}{W_{ee}^2} - 1} / \tau, \quad \omega_r = 2\sqrt{W_{ei}\gamma} / W_{ee}\tau \quad \dots(2-18)$$

故に、系の行列 A_{I_n} は次式となる。

$$A_{I_n} = \begin{bmatrix} \omega_a^2 & -\omega_r^2 & \dots & -\omega_r^2 \\ -\omega_r^2 & \omega_a^2 & \dots & -\omega_r^2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\omega_r^2 & \dots & \dots & \omega_a^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-64)$$

次に、この系の出力周波数を求めるために $X = \sum_{k=1}^n x_k$ とおくと式(2-63)より、

$$\ddot{X} + [\omega_\alpha^2 - (n-1)\omega_\tau^2]X = 0 \quad \dots (2-65)$$

となる。したがって、図9で与えられる系の出力周波数は構成する振動体のパラメータを含めて、振動体の数 n と抑制結合係数 $-\gamma$ により決まることがわかる。

このモデルは Pavlidis によって報告されたものと等価であり *Aplysia* の複眼に対応づけられている³⁾。

即ち、構成する振動体の固有周波数が比較的高周波であったとしても、振動体間に相互抑制作用の結合があれば全体の和の活動は低周波リズムとなる。

[ii] タイプIIによる拡張:

前節で述べたより一般的な図8の場合を拡張した系を考える。図10に全体の回路構成を表わしているが、全ての振動体から重みづけで集められた $X = \sum_{k=1}^n a_k x_k$ (a_k : 定数) を、再びそれぞれの振動体 x_k に抑制性 $-\gamma_k$ の大きさで回帰される。

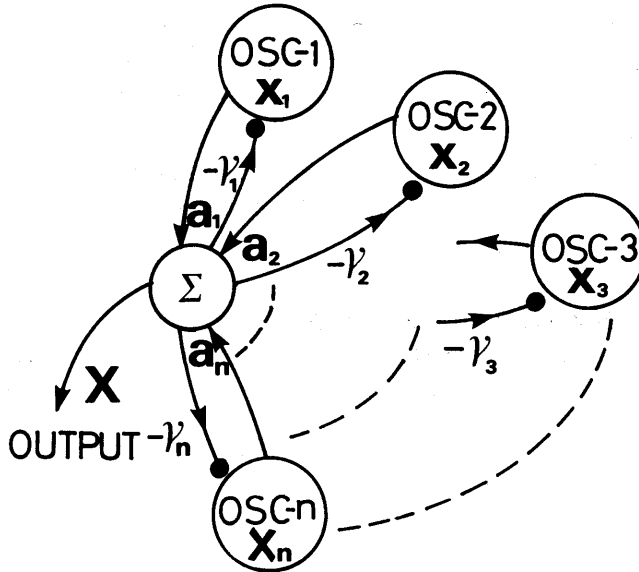


Fig. 10 Multi connected neural oscillators circuit developed by modified type-II.

この時、系の方程式は式(2-66)となるので系の行列 A_{II} は式(2-68)と表現される。

$$\left. \begin{aligned} \ddot{x}_1 + \omega_\alpha^2 x_1 &= \omega_{\tau 11}^2 x_1 + \omega_{\tau 12}^2 x_2 + \dots + \omega_{\tau 1n}^2 x_n \\ \ddot{x}_2 + \omega_\alpha^2 x_2 &= \omega_{\tau 21}^2 x_1 + \omega_{\tau 22}^2 x_2 + \dots + \omega_{\tau 2n}^2 x_n \\ &\vdots \\ \ddot{x}_n + \omega_\alpha^2 x_n &= \omega_{\tau n1}^2 x_1 + \omega_{\tau n2}^2 x_2 + \dots + \omega_{\tau nn}^2 x_n \end{aligned} \right\} \quad \dots (2-66)$$

但し、 ω_α は各振動体の固有周波数、 $\omega_{\tau ij}$ は γ_i と a_j によって決まる値で次式となる。

$$\omega_\alpha = \sqrt{\frac{4W_{\alpha i} W_{i\alpha}}{W_{\alpha\alpha}^2} - 1} / \tau, \quad \omega_{\tau ij} = 2\sqrt{W_{\alpha i} \gamma_i a_j} / \tau W_{\alpha\alpha} \quad \dots (2-67)$$

故に、

$$A_{II_n} = \begin{bmatrix} \omega_a^2 - \omega_{r11}^2 & -\omega_{r12}^2 & \dots & -\omega_{r1n}^2 \\ -\omega_{r21}^2 & \omega_a^2 - \omega_{r22}^2 & \dots & -\omega_{r2n}^2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\omega_{r1n}^2 & \dots & \dots & \omega_a^2 - \omega_{rnn}^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-68)$$

ここで、系の出力 $X = \sum_{k=1}^n a_k x_k$ の周波数について計算する。 X を求めるために、式(2-66)の第一式の両辺を a_1 倍、第二式を a_2 倍、 \dots 、第 n 式を a_n 倍し、それぞれ辺々相加える。すると次式にまとめられる。

$$\begin{aligned} & (a_1 \ddot{x}_1 + a_2 \ddot{x}_2 + \dots + a_n \ddot{x}_n) + \omega_a^2 (a_1 x_1 + a_2 x_2 + \dots + a_n x_n) \\ & = \frac{4W_{e1}}{\tau^2 W_{e0}^2} (\gamma_1 a_1 + \gamma_2 a_2 + \dots + \gamma_n a_n) (a_1 x_1 + \dots + a_n x_n) \quad \dots(2-69) \end{aligned}$$

$$\therefore \ddot{X} + [\omega_a^2 - (\omega_{r11}^2 + \omega_{r22}^2 + \dots + \omega_{rnn}^2)] X = 0 \quad \dots(2-70)$$

このことは、明らかに系の出力周波数が各振動体の固有周波数 ω_a よりも小さくなり、その大きさは各振動体のパラメータと系のパラメータ a_k, γ_k により決まることがわかる。

図10の系はタイプIIの拡張であるため各振動体の固有周波数 ω_a が変化してもパラメータ a_k, γ_k の変化で補償することができる。従って、この系は極めて安定した低周波リズムの発生回路と考えられる。

以上、多数の振動体から成る低周波リズムの発生回路を見て来たが、いずれにせよ系の構造は系の行列によって表現できる。このことから、次に述べる種々の行列を持つ系を考えてみる。

(2-5) 多数の振動体間に部分結合を持つ場合

今、系の行列として次式(2-71)が与えられたとするとタイプIによる回路構成は図11となることわかる。

$$A_a = \begin{bmatrix} \omega_a^2 & -\omega_r^2 & 0 & \dots & 0 & -\omega_r^2 \\ -\omega_r^2 & \omega_a^2 & -\omega_r^2 & & & 0 \\ 0 & & & \ddots & & \\ & & & & & -\omega_r^2 \\ -\omega_r^2 & 0 & \dots & 0 & -\omega_r^2 & \omega_a^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-71)$$

但し、 ω_a は各振動体の固有周波数、 ω_r は抑制結合係数 γ により決まる値であり式(2-18)で与えられる。

図のようにタイプIの結合が隣接どうしのみ相互抑制結合する環状構造となる。

また、行列 A_a を持つ回路構成は図12のような構造も考えることができる。この場合は抑制性の介在ニューロンを n 個用意し、各振動体への抑制結合 $-\gamma$ が両隣りから介在性の抑制性ニューロンを経て行なわれる構造となる。このため図11よりは比較的簡単となる。

なお、系の行列が A_a となる場合の出力 $X = \sum_{k=1}^n x_k$ は低周波リズムを持つことがわかる。系の行列が A_a を持つため系の方程式は次式(2-72)となり、明らかに低周波リズムを持つことがわかる。

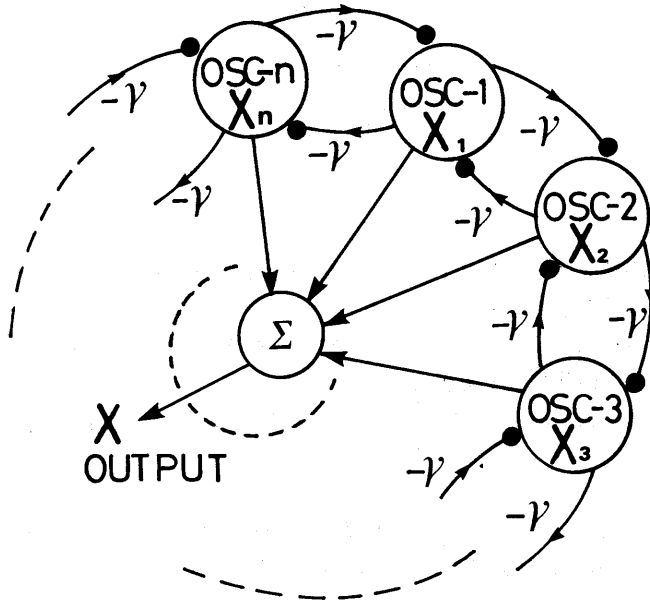


Fig. 11 Structure of the circuit having system matrix A_s .

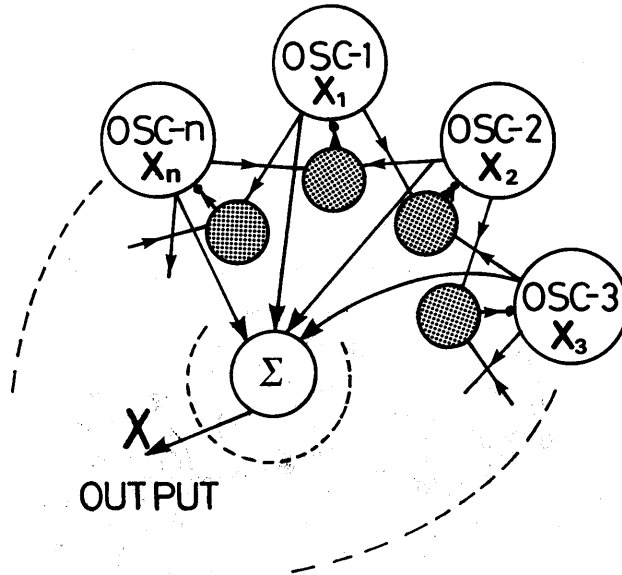


Fig. 12 Another circuit with system matrix A_s .

$$\dot{X} + (\omega_s^2 - 2\omega_i^2)X = 0 \quad \dots(2-72)$$

次に、系の行列 A_s が次式(2-73)の値を持つ場合を考える。

$$A_b = \begin{bmatrix} \omega_a^2 - \omega_r^2 & -\omega_r^2 & 0 & \dots & 0 & -\omega_r^2 \\ -\omega_r^2 & \omega_a^2 - \omega_r^2 & -\omega_r^2 & & & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & -\omega_r^2 \\ -\omega_r^2 & 0 & \dots & 0 & -\omega_r^2 & \omega_a^2 - \omega_r^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-73)$$

この場合の回路構成は、タイプ I によると図13となり、抑制結合が自身への回帰結合を含めて両隣りと抑制結合を持つ環状形となる。

一方、同じ系の行列 A_b をタイプ II で構成すると図14の様になる。明らかに、両隣りと抑制結合を持つ環状の回路構成で実現できる。

同様に、この場合の系の出力 $X = \sum_{k=1}^n x_k$ は式(2-74)と表現できる。

$$\ddot{X} + (\omega_a^2 - 3\omega_r^2)X = 0 \quad \dots(2-74)$$

従って、出力周波数は低周波となっていることがわかる。

次に、系の行列 A_c が次式(2-75)の場合について考えてみる。

$$A_c = \begin{bmatrix} \omega_a^2 - \omega_r^2 & -\omega_r^2 & \dots & -\omega_r^2 & 0 & \dots & 0 & -\omega_r^2 & \dots & -\omega_r^2 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & \dots & \dots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & -\omega_r^2 & \dots & \omega_a^2 - \omega_r^2 \end{bmatrix} \quad \dots(2-75)$$

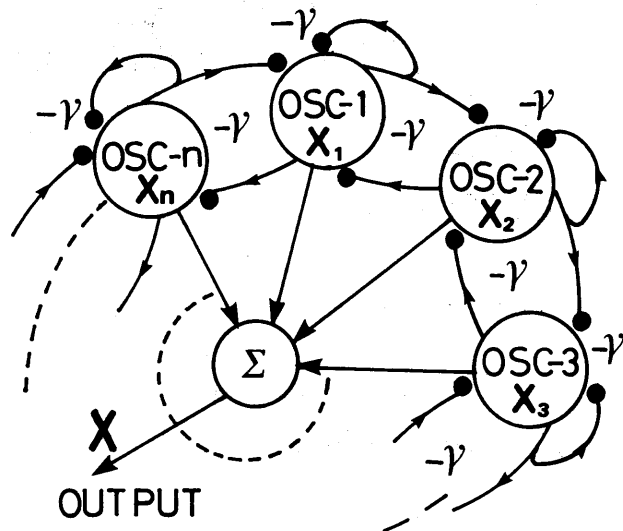


Fig. 13 Structure of the circuit having system matrix A , consisted of type-I.

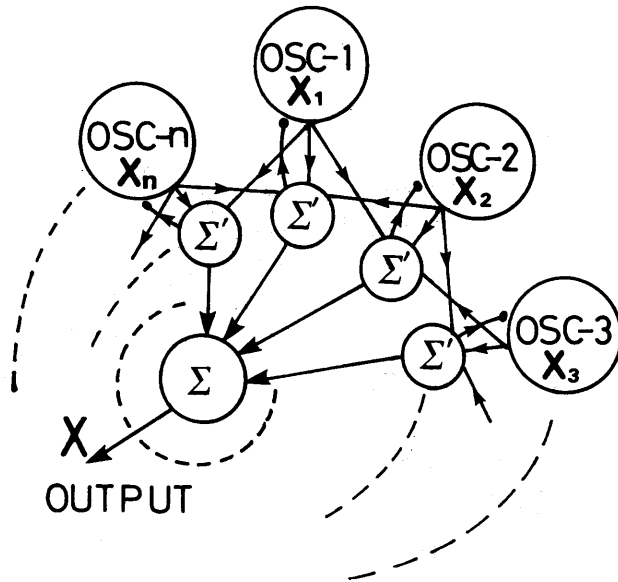


Fig. 14 Structure of the circuit with system matrix A , consisted of type-II.

この系を実現する回路構造はタイプ I では図15, タイプ II では図16で実現できることがわかる。要するに両隣り K 個まで抑制結合を持つ環状形となる。(タイプ I では自己回帰結合を含める。)

従って、この場合の系の出力 $X = \sum_{i=1}^n x_i$ は式(2-76)から、同様に低周波リズムを持つことがわかる。

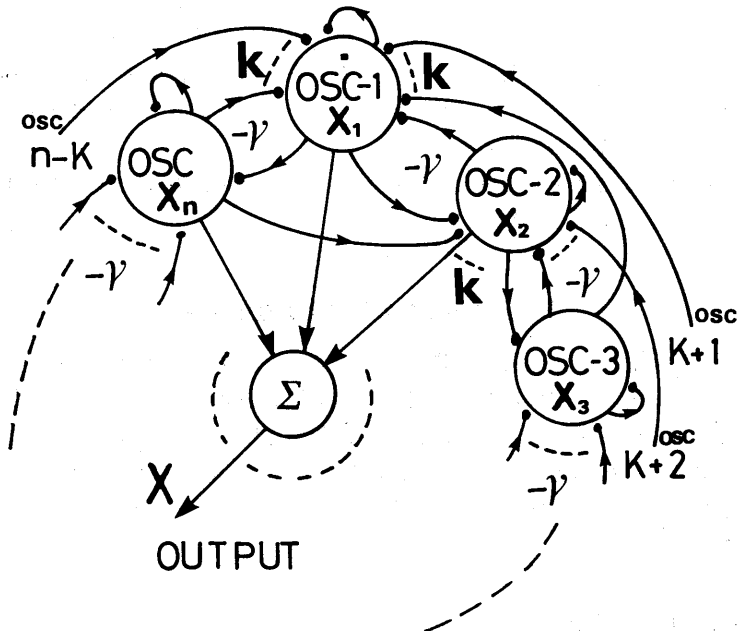


Fig. 15 Structure of the circuit having system matrix A , consisted of type-I.

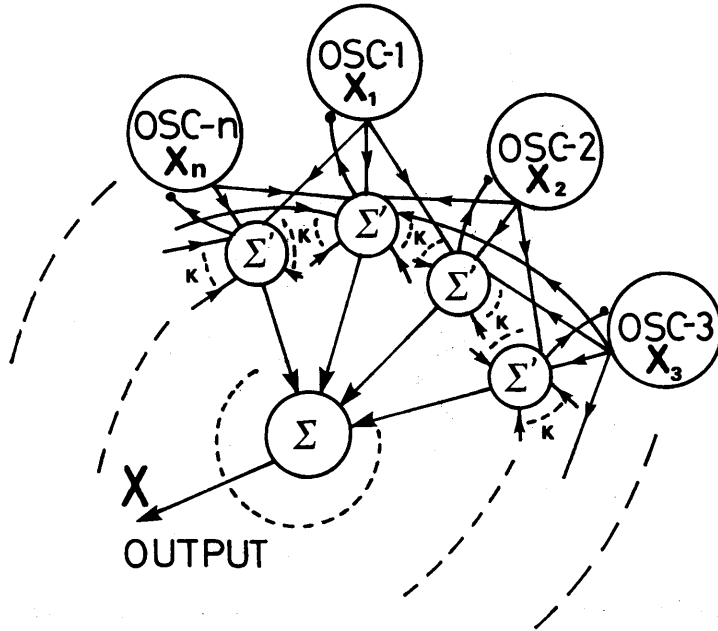


Fig. 16 Structure of the circuit with system matrix A , consisted of type-II.

$$\dot{X} + [\omega_a^2 - (K+1)\omega_i^2]X = 0 \quad \dots (2-76)$$

なお、式(2-76)となる系の出力は系の行列で各行に K 個の $-\omega_i^2$ があり、また各列にも K 個の $-\omega_i^2$ があるような配列であれば同一の式となることがわかる。

以上の様に、多数の振動体を含む系において部分的な結合がある場合の系の行列と回路構成を考えて来た。この時、系の回路をタイプ I の構造で拡張するか、タイプ II によるかは 2 通りの見方で決めることができる。ひとつは、系の行列の対角要素に抑制項 $-\omega_i^2$ を含むかどうか。そして、もうひとつは抑制ニューロンであらかじめ各振動体の和（全体ばかりでなく部分的な場合も含める。）を取り、その後フィードバックさせるかどうか。このことから回路構造を選択することができる。

なお、この部分的な結合を含む場合の応用としては、ランダムな結合を持つ場合、階層的な構造となる場合などが考えられる。

3. 固有周波数の差による発生機構

ここでは第 2 の低周波リズム発生機構について述べる。基本的な原理としては 2 個の神経振動体から発生するリズム間の差を出力とする神経回路を考えることである。この場合、神経回路に人力の積の作用を持たせるか、あるいは和の作用を持たせるかの 2 つの方法がある。

ここで使用する神経振動体は (2-1) で議論したタイプを用いるものとする。

なお、ここで述べる 2 振動体間の周波数差による低周波リズムの発生に関しては文献 5) ~ 8) に詳しく考察されている。

(3-1) 積の作用による方法

まず、積の作用を持つ神経回路 N_1 から低周波リズムが得られる原理について述べる。図

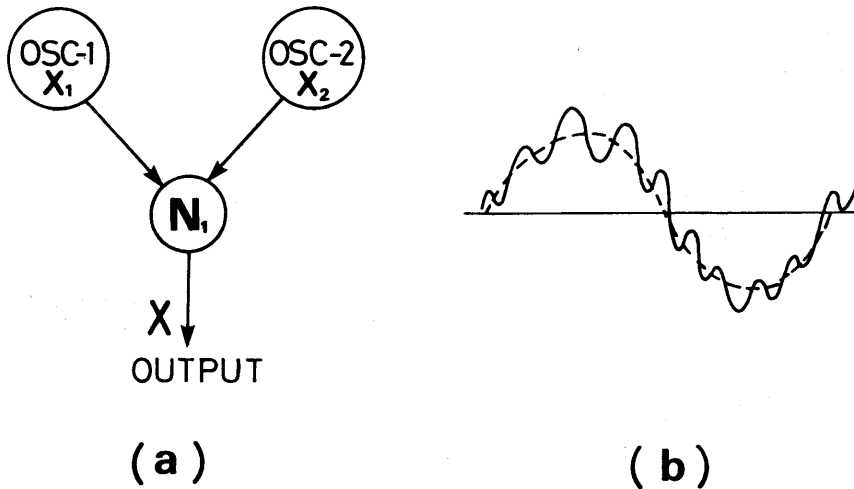


Fig. 17 Generation circuit with the operation of multiplication.

17(a) に示す様に基本となる 2 個の神経振動体: osc-1, osc-2 からの出力リズムが式 (3-1), (3-2) で与えられるとする。

$$x_1 = \cos(\omega_1 t + \theta_0) \quad \dots (3-1)$$

$$x_2 = \cos(\omega_2 t) \quad \dots (3-2)$$

但し, ω_1, ω_2 は各振動体の角周波数, θ_0 は x_1 と x_2 の間における位相差とする。

今, 2 つの振動体からの出力 x_1, x_2 が N_1 に入力されているとする。 N_1 は 2 入力間の積を施す機能を持っていると考えるので, この時 N_1 の出力 X_1 は次の様になる。

$$\begin{aligned} X_1 &= x_1 * x_2 \\ &= 0.5 \{ \cos [(\omega_1 + \omega_2)t + \theta_0] + \cos [(\omega_1 - \omega_2)t + \theta_0] \} \quad \dots (3-3) \end{aligned}$$

従って, N_1 の出力には, 低周波成分 $\omega_s = \omega_1 - \omega_2$ と高周波成分 $\omega_1 + \omega_2$ が重畳していることがわかる。この出力のおよその波形を図17(b) に示す。

故に, N_1 からの出力リズムの中に含まれる高周波成分を除去することができる神経回路を用意すれば, 積の作用を持つ神経回路 N_1 は低周波リズムの発生回路と見なすことができる。

実際の神経系では時間的加重作用があるため積分作用, 及び低域フィルタ効果となるために高周波成分は容易に除去することができる。

また, ここで重要な機能となっている入力間の積を出力とする作用はニューロンの入出力特性が非線形飽和関数であることから実現できる。なお, 生体ではシナプス周波数増強という現象によって入力周波数の積に比例した出力が得られることが知られている¹⁸⁾。

(3-2) 和の作用による方法

2 個の振動体からのリズムが入力を加重する作用の神経回路 N_2 に入っているとする。明らかに N_2 からの出力 X_2 は次式とできる。

$$\begin{aligned} X_2 &= x_1 + x_2 \\ &= 2 \cos [(\omega_1 + \omega_2)t + \theta_0/2] \cos [(\omega_1 - \omega_2)t + \theta_0/2] \quad \dots (3-4) \end{aligned}$$

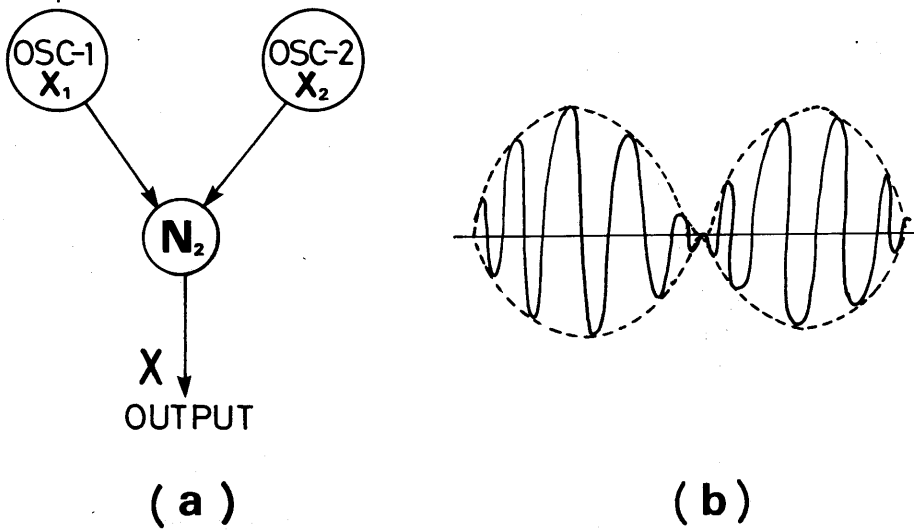


Fig. 18 Generation circuit with the operation of summation.

この様子を図18(a)に回路, (b)におよその出力リズムの波形について示してある。

このことから N_2 の出力には出力リズムの包絡線が低周波成分 $\omega_s = \omega_1 - \omega_2$ となることがわかる。従って, この出力リズムを入出力特性が非線形飽和特性を持つ神経回路を通し, さらに積分作用 (一次遅れ系) を施すことによって低周波成分から成るリズムを得ることができる。

このように, 固有周波数間の差を取り出す神経回路も 概日リズムを始めとする生物リズム—低周波リズムの発生回路とすることができる。

4. 振動体が縦続接続する発生機構

静止時は安定であり, また活動時には安定な発振を行なう神経振動体が直列に接続する回路を考える。しかも, この場合各振動体からの出力はある遅延時間を持って伝播するものとする。

今, 振動体集団が環状に連続接続した系を考えるが, この場合, 各振動体の興奮 (発振状態) の持続時間, 伝播の遅延時間, そして振動体間の抑制結合の距離等によって種々様々な周期のリズムが発生する。

図19のように, 振動体の結合が隣りから回帰する抑制結合の距離が短い場合には, 興奮が順々に伝播してゆく時, ある時間後に抑制がかかるため興奮はゆるやかに一方向に進んでゆく。よって, osc-1 から osc-n までの興奮へ巡時間は長くかかり, 回路全体で低周波リズムの発生回路と見なすことができる。

次に, 図20に示す様に, 振動体からの回帰性抑制結合が比較的遠い距離で接続する場合には興奮する振動体が複数個となり, 興奮集団が巡回することになる。これは興奮の伝播が伝わり複数個の振動体が興奮している状態があるにもかかわらず抑制する時間が遅れるために生じる現象である。

以上の動作原理を一樣な神経回路網に拡大すればリバーベレーションの伝播と知られる反響回路と見なすことができる。これ等のモデルは短期記憶や脳波発生に使用されている¹⁹⁾²⁰⁾。

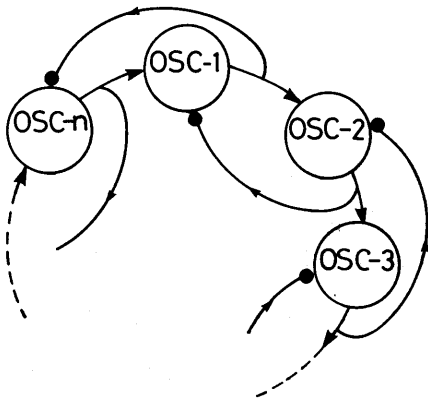


Fig. 19 Cascade connected oscillators circuit with short length inhibition.

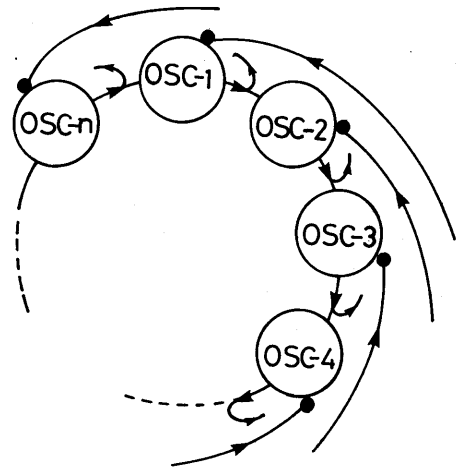


Fig. 20 Cascade connected oscillators circuit with long length inhibition.

5. おわりに

生物の活動に見られるあらゆるリズムの中で潮汐、概日、そして太陰リズムなどの低周波生物リズムが発生できる機構について神経回路の立場から考察して来た。

基本的な原理としては3つに大別される。まず第一の方法は系の持つ固有周波数を低減する機構である。この場合には神経振動体そのものの固有周波数の低減が可能であるが、生物リズムの周期オーダーまで低減することに無理がある。従って、この振動体を使用し、2個の振動体に相互抑制の結合を持つ系を考える場合、及び多数の振動体を含む系で全体に、または部分的に抑制結合を持つ場合から低周波リズムの発生ができることを示した。特に、タイプIIの2振動体を含む系、及びその拡張の系には優れた特長を持つことがわかった。即ち、振動体の固有周波数の変動に対しても系の内部構造変化により修正が出来る、系全体の発生する周波数は安定化できることが示された。

低周波リズム発生機構の第2の方法は2つの固有周波数間の差を低周波数と考える原理である。この方法には生体ニューロン機能の立場から入力積の作用、あるいは和の作用を持つ神経回路を用意すれば実現できることを示した。

また、第3の方法としては振動体が縦続接続した環状の回路を考えることで可能である。この時は振動体の興奮が隣接部に次々と伝播することから低周波リズムの発生を考えるものである。これはリバーベレーション回路と知られており短期記憶や脳波発生のモデルに良く使用される回路であることを示した。

以上、これらの発生回路は実際の神経系との対応づけについても考察した。

今後の課題としては、回路構造に時間的な可塑性を考慮すること、各発生回路の特性解析、そしてランダムな結合を含めて二次元回路あるいは階層構造へ拡張すること等が考えられる。

謝 辞

本研究を進めるに当たり常に多大なご助力とご支援をいただきます徳島大学工学部牛田富之教授並びに木内陽介助教授に感謝致します。

また、報告の整理のための機会を与えて下さいました福岡教育大学技術科の先生がたに感謝します。

参 考 文 献

- 1) 千葉喜彦; “生物時計”, 岩波書店 (1975)
- 2) D. S. ソーンダース/宇尾訳; “生物リズム学入門”, 理工学社 (昭53)
- 3) J. ブラディ/千葉訳; “生物時計”, 朝倉書店 (1980)
- 4) 伊藤, 入沢 (編); “脳の統御機能 1-生体リズム”, 医歯薬出版 (昭53)
- 5) 遠藤, 木内, 牛田; “神経回路による概日リズムの発生”, 信学論④, J66-A, 2, pp. 164-165 (昭58-02)
- 6) 遠藤, 木内, 牛田; “概日リズムを発生する神経回路モデルの構造と特性”, 信学論④, J67-A, 4, pp. 285-292 (昭59-04)
- 7) 遠藤; “サーカディアンリズムを生成する神経回路”, 福教大紀要, vol. 32, 第3分冊, pp. 103-115 (1982)
- 8) 遠藤; “同調現象における概日リズムを発生する神経回路の特性”, 福教大紀要, vol. 33, 第3分冊, pp. 87-96 (1983)
- 9) Ehret, C. F. & Trucco, E.; “Molecular Models for the Circadian Clocks”, J. theor. Biol., vol. 15, pp. 240-262 (1967)
- 10) Njus, D., Sulzman, F. M. & Hastings, J. W.; “Membrane Model for the Circadian Clocks”, Nature, vol. 248, pp. 116-120 (1974)
- 11) Pavlidis, T.; “Population of Interacting Oscillators and Circadian Rhythms”, J. theor. Biol., vol. 22, pp. 418-436 (1969)
- 12) 川人光男; “生物リズムは非線形か?”, 数理科学, vol. 217, July, pp. 31-39 (1981)
- 13) 鈴木良次; “リズム形成の工学モデル”, 久保田/堀田編—行動のリズムと学習, pp. 101-120, 産業図書 (昭58)
- 14) Rapp, P. E.; “An Atlas of Cellular Oscillators”, J. exp. Biol., vol. 81, pp. 281-306 (1979)
- 15) 遠藤; “神経回路網の情報処理 (第II報)—サーカディアンリズムの発生”, 福教大紀要, vol. 31, pp. 147-159 (1981)
- 16) Carpenter, G. A. & Grossberg, S.; “A Neural Theory of Circadian Rhythms: The Gated Pacemaker”, Biol. Cybern., vol. 48, pp. 38-69 (1983)
- 17) McAllister, R. E., Noble, D. & Tsien, R. W.; “Reconstruction of the Electrical Activity of Cardiac Purkinje Fibres”, J. Physiol., vol. 251, pp. 1-59 (1975)
- 18) Eccles, J. C. & Schädé, J. P. (eds.); “Progress in Brain Research vol. 12: Physiology of Spinal Neurons”, Elsevier (1964)
- 19) 甘利俊一; “神経回路網の数理”, pp. 147-153, 産業図書 (昭53)
- 20) 福島邦彦; “神経回路と自己組織化”, pp. 210-224, 共立出版 (昭54)