

修士論文

Slow-switching現象の構造の解明と 神経細胞モデルによる実例

郡 宏 京都大学理学部
e-mail : *kori@ton.scphys.kyoto-u.ac.jp*

2000年2月

概要

結合振動子系における、slow-switchingの構造の解明とその実例を報告する。slow-switchingとは、集団状態の周期的な遷移現象であり、そのtime-scaleは各振動子の自然周期とは無関係のものである。本研究ではslow-switching現象を起こす力学的な構造を明らかにするとともに、神経細胞の集団モデルを用いslow-switching現象の実例を示す。

目次

第1章	イントロダクション	4
1.1	リズムへの興味	4
1.2	神経細胞のリズム	5
1.3	slow-switching 現象	6
第2章	Slow-switching 現象と heteroclinic connection	8
2.1	Hansel らの結果	8
2.2	位相モデルの解析方法	9
2.3	区分線形モデル	11
2.4	Heteroclinic connection	13
2.5	Heteroclinic connection の一般的性質	15
2.6	区分線形モデルの詳しい解析	16
第3章	神経細胞集団モデルにおける slow-switching 現象	19
3.1	Leaky Integrator による神経細胞集団モデル	19
3.1.1	単一神経細胞モデル	19
3.1.2	シナプスモデル	20
3.1.3	集団モデル	21
3.1.4	神経細胞の数理モデルについて	22
3.2	位相モデルによる解析	24
3.2.1	位相縮約	24
3.2.2	解析	26
3.3	数値解析	27
3.4	Random delay	28

第 4 章	Slow-switching 現象への分岐	30
4.1	Morris-Leccar モデル	31
4.2	Slow-switching への分岐	33
第 5 章	まとめと議論	37
付 録 A	結合の delay と位相モデルの対応	40
付 録 B	ベクトル場における heteroclinic connection	41

第1章 イントロダクション

1.1 リズムへの興味

自然界では、いたるところで「リズム」を感じる。リズムとはこういったものであろうか。

リズムは自発的なものである。ある個体が「リズムを持つ」とは、その個体がペースを持って自発的な運動を繰り返していることと言える。人の個性についてもリズムやペースという言葉を使うが、その人の呼吸や拍動といったリズムカルな現象と無縁ではないだろう。

そしてリズムは自発性のみでは語れない。リズム同士は相互作用を持ち、それらが出会ったとき、互いに影響し合い固有のリズムを保てなくなる。リズム同士は、ときには完全に同調し一つの大きなリズムをつくる。東南アジアで見られる蛍の集団発光現象はその劇的な例に挙げられる。何千匹ものオスのホタルが一本の木に集まり、同調した明滅を繰り返す [1] [2]。小さなホタルが、夜を照らしメスを呼ぶ大きなリズムをつくり出している。また、心筋細胞の一つ一つを取り出して観察すれば、固有の周期で化学反応のループを形成しているだろう。これらが集まって相互作用を持つことによって同調し合い、拍動というマクロなリズムを形成している。

全く性質の違うリズムの間にも相互作用は存在する。生物が24時間周期のリズムを持つのも、地球の自転によって生まれる一日のリズムと、生化学的な組織との同調現象である。リズムは、一見かけ離れていると思われる存在とも響き合っている。

私は昔から形というものに興味を持っていた。結晶、地層、雲、星雲など、自然界における「空間的な自己組織化」は、映像としてあまりに不思議であった。これに対し、リズム現象は「時間的な自己組織化」と言える。年を重ねるごとに、映像としては見えないが、自分に確かに潜んでいるリズムへの興味が強まっていく。学部4年生のときにテレビ番組で蛍の集団発光に出会い、少なからぬ衝撃を受けた。そして自分の勉強している物理学で、リズム現象を記述しようという試みがあるのを知った。本論文は、物理学としてリズム現象を扱った一研究である。まず、本論文のテーマに関連するいくつかの話題を紹介しよう。

1.2 神経細胞のリズム

リズムを持っている個体は振動子と呼ばれ、振動子はその周波数や位相状態を同調させることを同期 (synchronization) という。その機構を数理モデルで探るのが「結合振動子系」と呼ばれる分野である [3, 4]。ここ数十年間で結合振動子系の研究は大きく発達した。特に生体におけるリズム現象への興味がその駆動力になっている。

生体のリズムは、神経細胞の活動が大きな役割を担っている。例えば、特定の神経細胞は一定のリズムを持ったペースメーカーとなっており、これが生物時計を形成しているという報告もある [6]。また、単一神経細胞を取り出して、それに定常電流を与えると周期的な応答を示すことが良く知られている (図 1.1 参照)。それでは神経細胞の集団が複雑なネットワークを形成している生体の神経系では、どのような集団的な振る舞いをしているのだろうか。

草分け的研究の一つに 1950 年代に行なわれた Wiener の研究が挙げられる [7]。Wiener は人が休んでいる状態で脳波を測定し、10Hz 付近に目立ったピークを持つスペクトル、いわゆる、アルファ波を得た。図 1.2 はその模式的なスケッチである。Wiener はアルファ波のピークがスペクトルのくぼみから現れることに注目し、それが、近い周波数を持って分布する振動子の集団が相互作用により振動数を同期し合ったためだと考えた。この研究

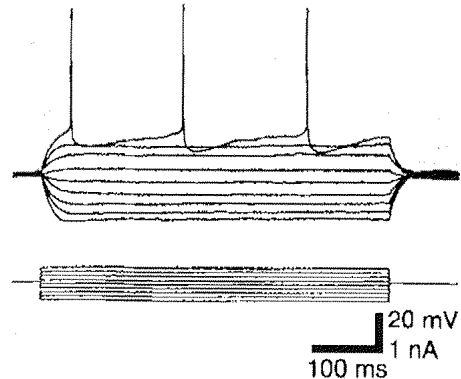


図 1.1: 定常入力による神経細胞の応答
単一神経細胞に定常電流 (下の矩形波) を加えたとき、その入力がある閾値より大きい場合、神経細胞の膜電位は周期的な応答を示す。[5] より抜粋。

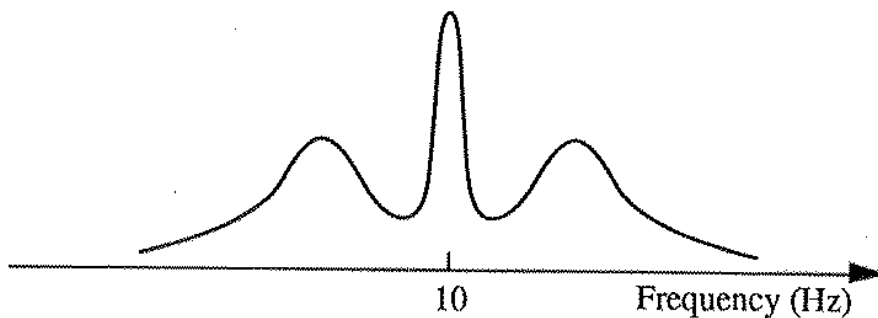


図 1.2: Wiener による脳波のスケッチ。[8] より抜粋。

以来、生体のリズム現象に関して多くの実験的、理論的研究が報告されてきたが、Winfreeの理論 [9, 10] とそれを発展させた蔵本の理論 [11] が興味深い。蔵本は単純な数理モデルを用い、振動数に分布がある振動子の集団が、相互作用によって振動数を調節し合いことを解析的に示した (図 1.3、1.4 参照)。

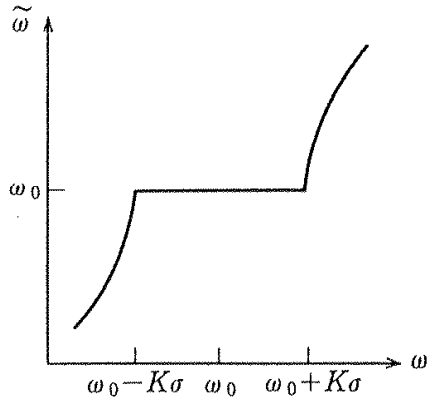


図 1.3: 個別振動子の自然振動数 ω_i と相互作用を持ったときの振動数 $\tilde{\omega}_i$ との関係。曲線の平坦な部分に対応する部分集団が完全な同期を達成し、集団振動を形成する。

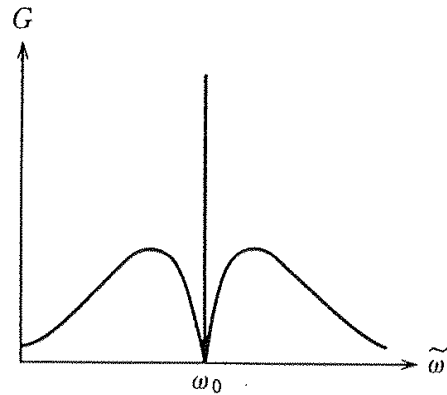


図 1.4: 振動数 $\tilde{\omega}_i$ の分布。自然振動数の分布からこの関数形が解析的に求まる。図 1.3、1.4 は [12] より抜粋。

1.3 slow-switching 現象

結合振動子系で同期現象の機構が明らかになるにつれ、神経細胞を振動子として記述することに否定的な意見が現れるようになる。確かに、神経細胞を振動子として記述すると、同期現象が起こる場合は個々の独自性が失われ、伝え得る情報量は格段に小さくなってしまいうだろう。また、結合振動子系で表される集団状態は、通常、安定な定常状態である。同期現象が実験で観測されるといった場合も、もちろん常に安定に同期しているわけではない。

そのような中で、Hansel らの研究 [13] は大変興味深いものである。彼らは単純な数理モデルを用い、集団状態の周期的変遷、つまり **slow-switching 現象** を報告した。図 1.5 は Hansel らの用いたモデルで振動子の分布密度の時間変化を追ったものである。 $t = 0$ で位相状態がバラバラであった振動子群は 2 つの cluster (束) に別れて、cluster 内で位相を合わせ、cluster 同士で振動数を合わせる。 $t \simeq 1120$ ではそのような状態になっているが、この状態は安定でなく、 $t \simeq 1140$ 付近で一方の cluster は分散し始める。しかし、cluster 同士の相対位置を変えて、分散した cluster は位相を合わせ始め、cluster 同士の振動数も合わせる ($t \simeq 1170$)。このように自己組織化と崩壊を周期的に繰り返すのが slow-switching 現象である。

Slow-switching 現象により、各振動子の持つ自然の周期とは全く関係なく、集団

状態の変遷という別のリズムが生まれる。これは、各振動子がその固有の周期を同調させて集団としてのリズムを作るという、従来の見方とは全く異なる現象である。Hanselらの研究の中で slow-switching 現象の機構は、完全には明らかになっていなかった。本研究はこの slow-switching 現象の機構を明らかにし、この現象が神経細胞モデルで現れることを報告する。

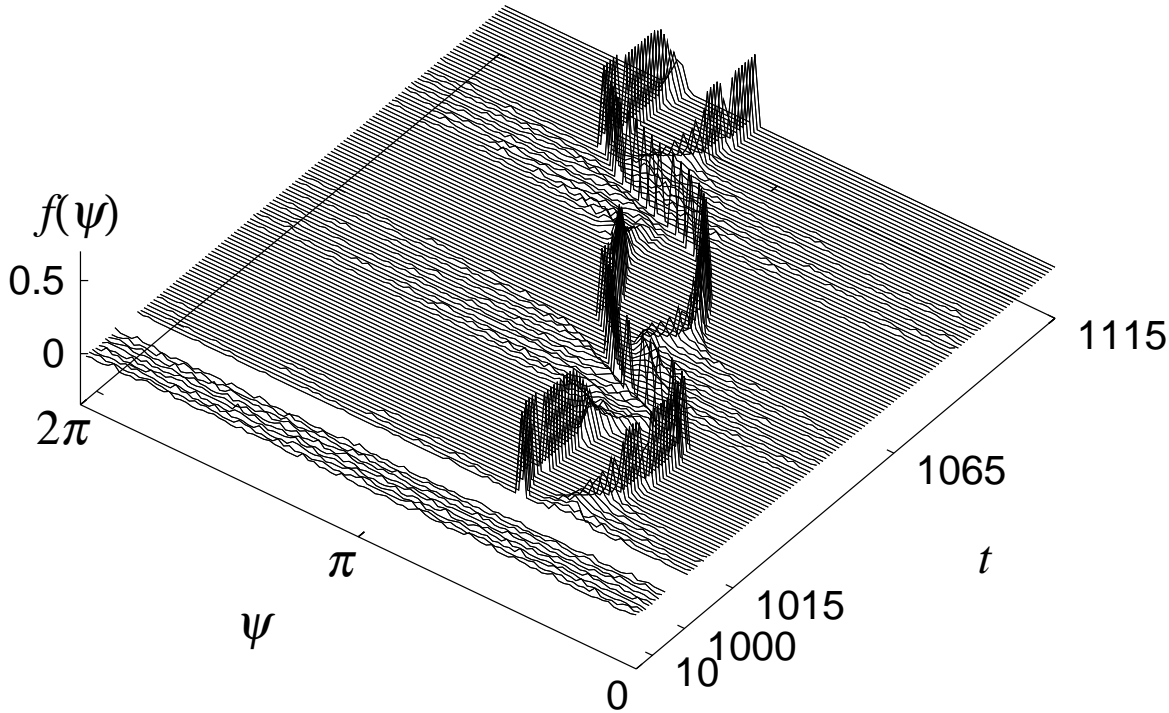


図 1.5: Slow-switching 現象

本論文の編成は次の通りである。slow-switching 現象は、一般には構造不安定であるヘテロクリニック性によって引き起こされる。2章では、このヘテロクリニック性がいかにして構造安定に形成されるか、位相モデルを用いて明らかにする。3、4章では、神経細胞の数理モデルの集団が slow-switching 現象を起こすことを示す。3章では leaky integrate-and-fire モデルを用いる。このモデルは神経細胞モデルとして最も単純なモデルの一つであり、神経系の物理的解析に広く用いられている。ここまでは、1変数系における slow-switching 現象のみを扱うことになるが、この構造は多変数系でも保たれ、4章では、2変数系 Morris-Leccar モデルを用いこのことを示す。Morris-Leccar モデルは具体的な生理化学的対応を持つ神経細胞モデルである。slow-switching 現象に注目する限りは、4章の結果は3章の leaky integrate-and-fire モデルの場合と定性的に等しいが、4章では結合の delay による slow-switching 現象への分岐を中心に解析する。

第2章 Slow-switching現象と heteroclinic connection

結合振動子系を理論的に扱うための単純かつ強力な手法として位相モデル

$$\frac{d}{dt}\psi_i(t) = \omega + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma(\psi_i - \psi_j) \quad (i = 1, 2, \dots, N), \quad (2.1)$$

が存在する。ここで、 ψ_i ($0 \leq \psi < 2\pi$) は振動子 i の位相、 $\Gamma(x)$ が振動子間の結合を表す 2π 周期関数である。どのような結合振動子系も相互作用が十分弱いとき、位相モデルへ縮約される [3] [14] [15]。イントロダクションで紹介した Hansel らのモデルもこの位相モデルを用いたものである。

この章では位相モデルを用いて、slow-switching 現象とその力学的背景である heteroclinic connection の構造を明らかにする。編成は次の通りである。2.1 節では Hansel らの結果をまとめ、slow-switching 現象を詳しく説明し、残された問題を明らかにする。2.2 節で位相モデルの解析方法を述べたあと、2.3 節から主題に入る。

2.1 Hansel らの結果

Hansel らは次の結合関数

$$\Gamma(x) = -\sin(x + 1.25) + 0.25 \sin(2x), \quad (2.2)$$

を用い、数値シミュレーションで得られる集団状態が線形不安定な解である、という一見矛盾した結果を得た [13]。ランダムな初期条件から、系は長い遷移過程の後、振動子が2つの cluster(束、集団) に別れ、それぞれが完全に1点に局在した状態 (2-point cluster state) へと収束する。その遷移過程では2つの cluster が局在、分散を繰り返し、cluster の相対位置を交換しながら、局在性を高めていく。さらに、この収束した状態は、どんなに小さい摂動に対しても不安定であり、つまり解の線形不安定性を示す。

この一見矛盾した結果は、組をなす2つの解が heteroclinic に接続されていると仮定すると説明がつけられる [16]。Hansel らは (2.1)、(2.2) 式の安定性解析により、収束する解が全てサドル解であることを確かめ、組をなす2つのサドル解が heteroclinic に接続されていることを数値シミュレーションで確かめた。

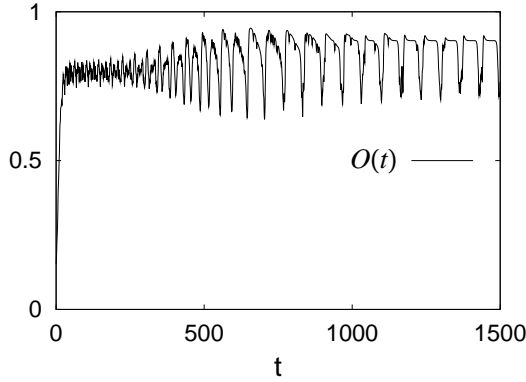


図 2.1: 集団状態の変遷

$O(t)$ の大きいところが 2 つの cluster が局在している状態であり、谷になっているところでは一方の cluster が分散している。

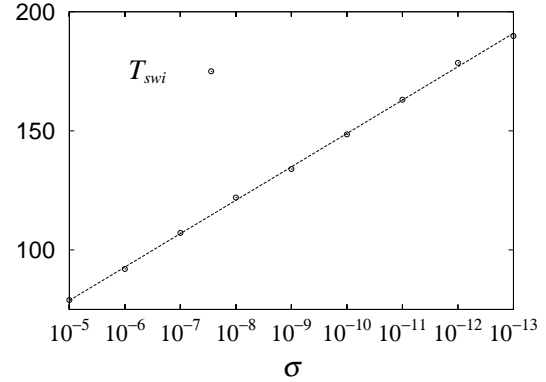


図 2.2: 遷移周期

遷移周期は t が 1000 を越えた領域で、 $O(t)$ の谷から谷までの平均時間で定義している。

さらに、各振動子に独立な弱ノイズ (分散を σ^2 とする) を加えた場合、この 2 つの解への接近を交互に繰り返すことを示し、これを *slow-switching* 現象と呼んだ。slow-switching を起こしているときの振動子の位相分布の時系列は図 1.5 で示した通りである。この図は $K = 1$ 、 $N = 100$ 、 $\omega = 0.79$ 、 $\sigma = 10^{-5}$ で得たものである。cluster を構成する振動子の数の比は $0.47 : 0.53$ となっているが、この比はシミュレーションの試行毎に異なる。図 2.1 は、transient と slow-switching による集団状態の変化を order parameter

$$O(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N |\exp[i\psi_j]|,$$

を用いて追ったものである。図 2.2 に示される通り、slow-switching の周期は noise の強さの対数スケールに依存している。slow-switching の性質も 2 つの解が heteroclinic に接続されているとすれば説明がつく。この heteroclinic な接続の仮定により、彼らの解析は成功しているが、その構造は明らかになっていなかった。

2.2 位相モデルの解析方法

本題に入る前に、位相モデル (2.1) でどのように集団状態の解析方法をまとめ、議論の準備をしよう。まずは、集団状態に関する言葉の定義をする必要がある。cluster 化とは振動子がいくつかの集団に別れることであり、この集団一つ一つを cluster と呼ぶ。cluster が n 個ある状態を n -cluster state と記す。cluster を構成する振動子の位相が局在しているとき、これを **局在した cluster** と呼ぼう。cluster を構成する振動子が完全に同じ位相を持つ時、cluster は **point cluster** を形成していると言い、 n 個の point cluster が存在する状態を n -point cluster state と記す。

す。完全に振動子が同期した状態は 1-point cluster state である。前節ではノイズを考えないとき、系は 2-point cluster state に収束した。slow-switching は 2-cluster state であり、各 cluster が局在と分散を交互に繰り返している。

安定性の解析は以下の通り行なわれる。

1-point cluster state.

(2.1) では 1-point cluster state が、一定の振動数 $\omega_1 = \omega + K\Gamma(0)$ を持った解として常に存在している。この解の線形化固有値は 0 と $(N - 1)$ 重に縮退した

$$\lambda_{1\text{-point}} = K\Gamma'(0) \quad \left(\Gamma'(x) \equiv \frac{d}{dx}\Gamma(x) \right) \quad (2.3)$$

である。この固有値は point cluster 内の 2つの振動子間の距離の揺らぎに対応する。

2-point cluster state.

2つの cluster を、それぞれ A-cluster、B-cluster と呼び、A-cluster は Np 個の振動子で構成されているとしよう。このとき (2.1) は

$$\frac{d}{dt}\psi_{i \in A}(t) = \omega + K\{p\Gamma(0) + (1-p)\Gamma(x)\}, \quad (2.4)$$

$$\frac{d}{dt}\psi_{i \in B}(t) = \omega + K\{(1-p)\Gamma(0) + p\Gamma(-x)\}, \quad (2.5)$$

となる。ここで x はクラスタ間の位相差 $x \equiv \psi_{i \in A} - \psi_{i \in B}$ で定義され、(2.4) から (2.5) を引いて

$$\frac{d}{dt}x(t) = K\{(2p-1)\Gamma(0) + (1-p)\Gamma(x) - p\Gamma(-x)\}, \quad (2.6)$$

に従う。2-point cluster state が定常な位相差 (Δ) で周期運動を行なう解が存在し、その解を特に (p, Δ) と表す。(2.6) 式で右辺に 0 を与える x が Δ であり

$$p = \frac{\Gamma(0) - \Gamma(\Delta)}{2\Gamma(0) - \Gamma(\Delta) - \Gamma(-\Delta)}, \quad (2.7)$$

を満たす。(2.7) 式に $0 < p < 1$ なる解があるとき (p, Δ) が存在する。 (p, Δ) の固有値は次の 4 種類である。

$$\lambda_0 = 0 \quad \text{縮退度 } 1 \quad (2.8)$$

$$\lambda_1 = K\{p\Gamma'(0) + (1-p)\Gamma'(\Delta)\} \quad \text{縮退度 } Np - 1 \quad (2.9)$$

$$\lambda_2 = K\{(1-p)\Gamma'(0) + p\Gamma'(-\Delta)\} \quad \text{縮退度 } N(1-p) - 1 \quad (2.10)$$

$$\lambda_3 = K\{(1-p)\Gamma'(\Delta) + p\Gamma'(-\Delta)\} \quad \text{縮退度 } 1 \quad (2.11)$$

$\lambda_{1(2)}$ はそれぞれ、A(,B)-cluster を構成する 2つの振動子間の距離の揺らぎに対応する。 λ_3 は 2つの point cluster 間の距離の揺らぎに対応する。

本研究で重要なクラスタ状態は以上の2つであるが、次の n -splay state も安定化する場合があるので、解及び固有値を示しておこう。splay state は (2.1) の解として常に存在し

$$\phi_k = \omega_n t + \frac{2\pi}{n} k, \quad (2.12)$$

の形式を持つ。ここで、 ϕ_k は k -cluster ($k = 0, 1, \dots, n-1$) の位相であり、 ω_n は振動数 (定数) である。1-splay state は 1-point cluster state と、2-splay state は $(0.5, \pi)$ と同じ状態である。固有値は幾分複雑であるが、解の線形安定性は次の2つの固有値を調べれば十分である。

$$\lambda_1^{\text{splay}} = \frac{K}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \Gamma' \left(\frac{2\pi k}{n} \right) \quad (2.13)$$

$$\lambda_2^{\text{splay}} = \frac{K}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \Gamma' \left(\frac{2\pi k}{n} \right) \left(1 - \exp \left[-i \frac{2\pi k}{n} \right] \right) \quad (2.14)$$

splay state については [16] に詳しく計算されている。

2.3 区分線形モデル

この節では実際に、heteroclinic な接続を形成する位相モデルを紹介し解析する。Hansel らの用いた結合関数 (2.2) を用いても良いのだが、ここでは図 2.3 で表される、区分線形モデルを用いよう。このモデルは、heteroclinic 性を形成するための基本的な性質を持っており、それはこのモデルの解析を通して明らかになる。また、次章で現れる神経細胞集団モデルの性質と大変似ており、その解析に応用できる。モデルは次のように与えられる。

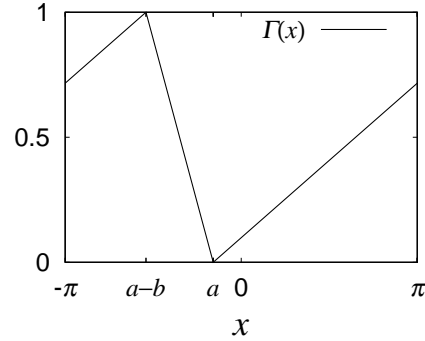


図 2.3: 区分線形モデル

$$\Gamma(x) = \begin{cases} \frac{1}{2\pi - b}(x - a + 2\pi) & -\pi < x \leq a - b, \\ -\frac{1}{b}(x - a) & a - b < x < a, \\ \frac{1}{2\pi - b}(x - a) & a \leq x \leq \pi, \end{cases} \quad (2.15)$$

ここで、 $\Gamma(x)$ は 2π 周期関数として定義され、 $\Gamma(x + 2k\pi) \equiv \Gamma(x)$ ($k = \pm 1, \pm 2, \dots$) である。また、 a と b は $-\pi < a < 0$ 、 $-\pi < a - b < 0$ の範囲で定義されるパラメタである。Hansel らのモデルや、3、4 章で得られる結合関数は全てこの区分線形モデル

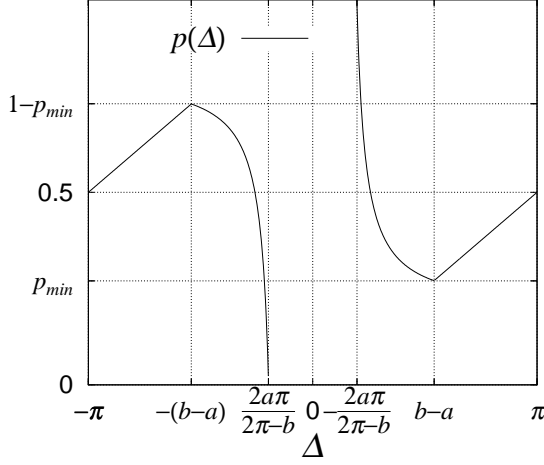


図 2.4: (p, Δ) の存在条件

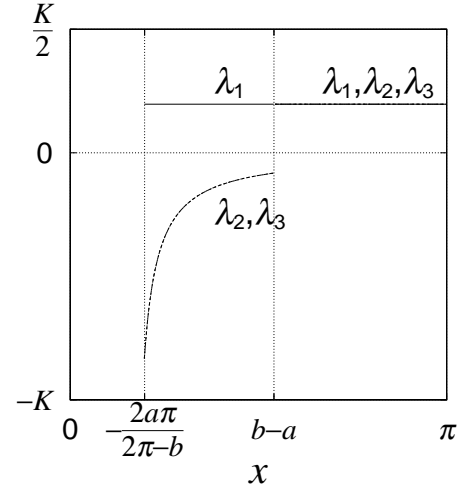


図 2.5: (p, Δ) の固有値

ルと類似の shape を持つ。つまり、結合関数が下り勾配を持つ領域が $-\pi < x < 0$ の間に閉じ込められている。これは Heteroclinic connection を形成する特徴的な結合関数の性質で、詳しくは 2.4 節で説明する。

区分線形モデルの解の安定性は以下の通りである。 $\Gamma(x)$ が $x = 0$ で正の傾きを持っていることから、1-point cluster state が不安定なことがすぐにわかる。 2-point cluster state については、まず存在条件を確かめよう。(2.7) を計算することにより、 $\Delta > 0$ に対し次の関係を得る。

$$p(\Delta) = \begin{cases} \frac{b\Delta}{2\pi(\Delta+a)} & -\frac{2a\pi}{2\pi-b} < \Delta \leq b-a, \\ \frac{\Delta}{2\pi} & b-a < \Delta \leq \pi. \end{cases} \quad (2.16)$$

$\Delta < 0$ の領域については、 $p(\Delta) = 1 - p(-\Delta)$ の明らかな関係により求まり、図 2.4 の通りである。以後 Δ は正で定義する。図 2.4 に示したように、2-point cluster state は $p_{min} \leq p < 1$ ($p_{min} = \frac{b-a}{2\pi}$) で存在しており、この得られた (p, Δ) を (2.9)-(2.11) に代入して

$$\lambda_1 = \frac{K}{2\pi-b} \quad (2.17)$$

$$\lambda_2 = \lambda_3 = \begin{cases} \frac{Ka}{(2\pi-b)(\Delta+a)} & -\frac{2a\pi}{2\pi-b} < \Delta \leq b-a, \\ \frac{K}{2\pi-b} & b-a < \Delta \leq \pi. \end{cases} \quad (2.18)$$

の固有値を得る。図 2.5 に固有値を示したが、得られる 2-point cluster state が全て不安定である事がわかる。ここで、 $-\frac{2a\pi}{2\pi-b} < \Delta < b-a$ の領域では解の固有値 λ_2, λ_3 が負である、つまりサドル解であることに注意して欲しい。この領域にある (p, Δ) と $(1-p, \Delta')$ が不安定多様体によって接続されている、すなわち **heteroclinic connection** を形成していることを次節で説明しよう。

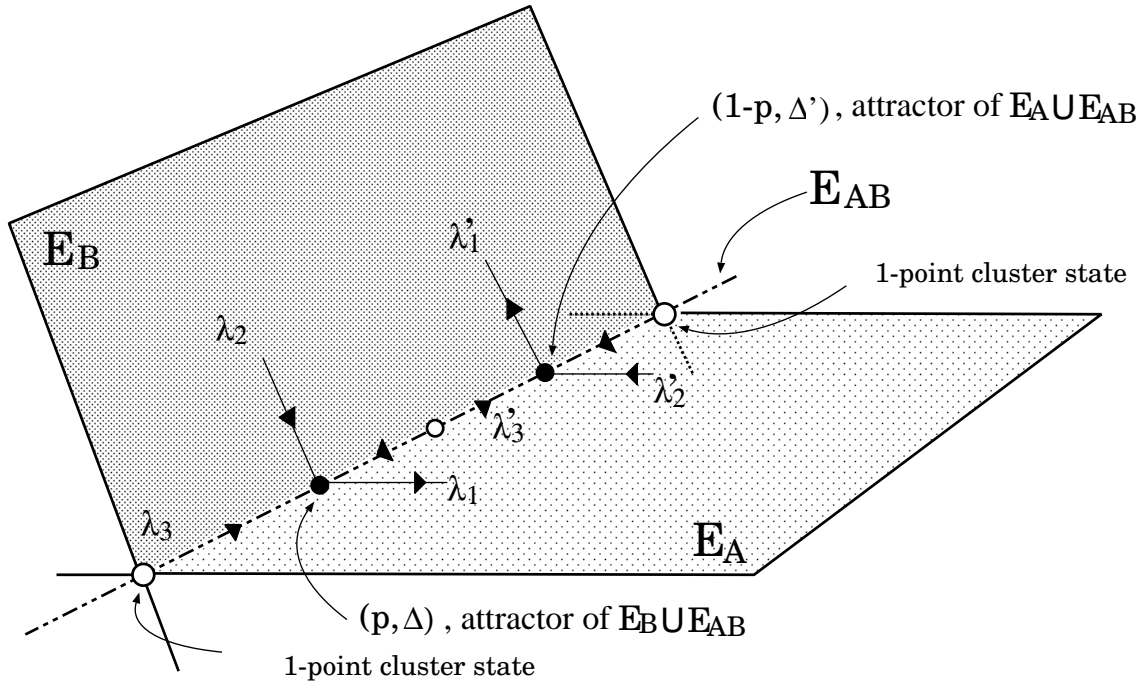


図 2.6: heteroclinic connection の構造。 (p, Δ) と $(1-p, \Delta')$ はそれぞれ不変部分空間 $E_B \cup E_{AB}$ と $E_A \cup E_{AB}$ の attractor になっている。この 2 解が各部分空間の唯一の attractor であるとき、各部分空間上の global attractor であると仮定できる。

2.4 Heteroclinic connection

Heteroclinic connection の形成には、結合振動子系の持つ対称性が非常に重要な役割を果たし、(2.1) 式では次のように表される。

$$\left. \frac{d}{dt} \{\psi_i(t) - \psi_j(t)\} \right|_{\psi_i(t) = \psi_j(t)} = 0 \quad \text{for all } i, j. \quad (2.19)$$

この対称性は、全ての振動子が 1 階微分で表される同一の運動方程式に従っているために存在している。つまり、ある時刻に同じ座標を持つ振動子は任意の時刻で同じ dynamics を持ち、point cluster が存在する場合、その cluster は任意の時刻で point cluster である。

それでは 2 つの 2-point cluster state (p, Δ) と $(1-p, \Delta')$ が heteroclinic に接続されていることを説明していこう。 Δ, Δ' は正で定義する。0 固有値は考えなくて良いので、扱うのは $N-1$ 次元位相空間である。話が少し複雑になるので、結論を先に述べておく。heteroclinic connection の構造は

- (a) (p, Δ) は、不変部分空間 $(E_A \cup E_{AB})$ 上の global attractor である
- (b) $(1-p, \Delta')$ は、不変部分空間 $(E_B \cup E_{AB})$ 上の global attractor である

であり、図 2.6 がその模式図である。

まず、2-point cluster state (p, Δ) の近傍系を考える。 (p, Δ) は、先行する cluster (A-cluster) は Np 個の振動子で構成され、ついてくる cluster (B-cluster) との位相差は Δ である。この解の固有値は λ_1 が正で、 λ_2, λ_3 が負であるとしよう。解の近傍は次のようになっている。解は λ_1 に対応する $Np - 1$ 個の固有ベクトルを持ち、不安定部分空間 E_A を張る。また λ_2 に対応する、 $N(1 - p) - 1$ 個の固有ベクトルを持ち、安定部分空間 E_B を張る。 λ_3 も同様に 1 次元安定部分空間 E_{AB} を張る。

λ_1 は A-cluster を構成する振動子間の距離への摂動に対する固有値である。つまり E_A は A-cluster を分散させる摂動方向に対応し、 E_A 上で B-cluster は point cluster のままである。同様に E_B 上では A-cluster は point cluster であり、 E_{AB} 上では A-cluster、B-cluster 共に point cluster である。この節の最初に述べたように、系の持つ対称性から point cluster は point cluster であり続ける。つまり B-cluster が point cluster である部分空間 $E_A \cup E_{AB}$ はこの系の Np 次元の**不変部分空間** (invariant subspace) である。同様に $E_B \cup E_{AB}$ も $N(1 - p)$ 次元の不変部分空間である。

(p, Δ) の不安定多様体を W^u と定義しよう。 W^u は、解の近傍では E_A と一致している。ところが E_A は不変部分空間 $E_A \cup E_{AB}$ に含まれているため、結局

$$W^u \subset (E_A \cup E_{AB}) \quad (2.20)$$

が解の近傍のみでなく**大域的** (global) に言える。

それではこの不変部分空間 $E_A \cup E_{AB}$ はどのような構造になっているのだろうか。2-point cluster state に限れば、 $(1 - p, \Delta')$ のみが $E_A \cup E_{AB}$ 上の attractor になることが可能である。これは $(1 - p, \Delta')$ が存在し、かつその固有値 λ_2 と λ_3 が共に負のときである。この場合、さきほどと全く同様の議論ができ、 $(1 - p, \Delta')$ はその安定部分空間として $E_A \cup E_{AB}$ を持ち、不安定部分空間として E_B を持つ。cluster 比が $1 - p : p$ 以外の解が $N(1 - p)$ 次元の $E_A \cup E_{AB}$ を安定部分空間とすることはできないのは、 λ_1 が正であることから自明で、必ず不安定成分を部分空間上に持ってしまう。

区分線形モデルの場合では、 $p_{min} < p < 1 - p_{min}$ の範囲で (p, Δ) 、 $(1 - p, \Delta')$ が共に負の固有値 λ_2, λ_3 をもっている¹。従って $p_{min} < p < 1 - p_{min}$ の範囲で

(a') (p, Δ) は、 $(E_A \cup E_{AB})$ 空間上の attractor である

(b') $(1 - p, \Delta')$ は、 $(E_B \cup E_{AB})$ 空間上の attractor である

が満たされている。ここで、それぞれの解が各部分空間上の**唯一**の attractor であることを仮定しよう。このときは (a)、(b) を仮定して差し支えなく、heteroclinic

¹図 2.4 からわかるが、この範囲にはもう一つ解がある。つまりある $p_{min} < p < 1 - p_{min}$ を満たす p に対し 3 つの解 (p, Δ) 、 $(p, -\Delta')$ 、 $(1 - p, \Delta')$ 、 (p, Δ') が存在する。この 3 番目の解は λ_3 が正であり、図 2.6 で (p, Δ) 、 $(1 - p, \Delta')$ に挟まれた E_{AB} 上の不安定解である。3 番目の解の λ_3 が正となることは、結合関数が $x < 0$ に極大を持つひと山の関数であると仮定をすれば、 $p'(x)$ が λ_3 に比例していることからわかる。

connection が形成される。これにより、一方の解の不安定多様体上の typical な点は、もう一方の解へ収束する。

唯一性の問題が残っているがこれは 2-point cluster state の解については上述した通りで、問題ない。1-point cluster state は解が安定でない限り、部分空間上の attractor にはなり得ない。これは固有値がすべて縮退しているため自明である。 $n(\geq 3)$ -point cluster state が存在する場合にははどうであろうか。これらは 2-point cluster state が不変部分空間で attractor になり得たように、固有値の条件を満たせば attractor になることがある。このときは、単純な 2 解間の heteroclinic connection でなく、より複雑な運動を起こすと期待される。しかし、Hansel らのモデルや、3、4 章で解析するモデルでは単純な 2 解間の heteroclinic 性を示し、これは (a)、(b) が成り立っていることを示唆するものである。区分線形モデルについては、詳しく 2.5 節で解析し、区分線形モデルのパラメタ a 、 b と heteroclinic connection の性質の対応を述べる。

Heteroclinic connection の構造を特定のモデルを使って明らかにしたが、この節の議論は結合関数の explicit な form に依存していない。重要なのは (2.19) の対称性及び、cluster 解の存在と安定性である。特に後者は結合関数の shape にのみ依存している。ここで、区分線形モデルと同様に、結合関数が下りの勾配を持っている領域が $-\pi$ から π の区間に存在し、残りの部分が増加関数になっている、と仮定してみよう。まず、図 2.4 と同様な 2-point cluster state の存在条件が得られる。 $x \geq 0$ で結合関数が正の勾配を持っていることから λ_1 は正であり、安定な (p, Δ) は得られないことになる。 λ_2, λ_3 も図 2.5 と（一般には連続になるが）同様な性質が得られる。また、(2.19) の対称性は、位相モデルに限らず一般の多変数振動子系でも、全てが同一の性質を持っていれば存在する。この対称性を持った結合振動子系が、同様な位相ダイナミクスを持つとき、やはり heteroclinic connection が形成される。つまり、スカラー場のみでなく、一般にベクトル場でも存在する構造である。多変数振動子系による heteroclinic connection の例は 4 章で紹介する。

2.5 Heteroclinic connection の一般的性質

この節では、heteroclinic connection が存在するとき系はどのような dynamics を持つか、その一般的な性質を述べる。この性質は 2 次元位相空間に heteroclinic 軌道が存在する場合と全く同様であり、[13] でも詳しく解説されているので、ここでは結果を中心にまとめておこう。

前節の状況（図 2.6）を用いて具体的に説明しよう。 (p, Δ) と $(1-p, \Delta')$ の固有値を、それぞれ λ_i, λ'_i ($i = 1, 2, 3$) と記述する。今初期状態が (p, Δ) の近傍であるとし、そこから dynamics を考える。 (p, Δ) の不安定多様体に沿った成分が十分小さく、その距離を $\epsilon_0 \ll 1$ とし、安定多様体に沿った成分が $x_s = O(1)$ であるとしよう。不安定多様体に沿った距離が $O(1)$ になるのかかる時間 (escape time) は

$T_0 \sim -\lambda_1^{-1} \ln \epsilon_0$ である。 T_0 の間に安定多様体に沿った成分は $x_s \sim \exp(-|\lambda_2|t)$ に従い、その距離は $\epsilon_1 \sim \epsilon_0^{|\lambda_1/\lambda_2|}$ となる。不安定多様体に沿った距離が $O(1)$ となれば dynamics の非線形性が支配的となって、次のサドル $(1-p, \Delta')$ へ急速に接近する。 $(1-p, \Delta')$ でも同様の議論がなされ、再び (p, Δ) に戻ったとき、不安定多様体に沿った成分は $\epsilon_1 \sim \epsilon_0^{|\lambda_1\lambda_1'/|\lambda_2||\lambda_2'|}$ となる。

従って $2n$ 回の switching (n cycle) 後、サドルからの escape time T_{2n} および不安定多様体に沿った距離 ϵ_{2n} はそれぞれ

$$\begin{cases} T_{2n} \sim T_0 \gamma^n \\ \epsilon_{2n} \sim \epsilon_0 \gamma^n \end{cases}, \quad \gamma \equiv \frac{\lambda_1 \lambda_1'}{|\lambda_2| |\lambda_2'|} \quad (2.21)$$

となることがわかり、したがって saddle 解へ収束していくためには

$$\frac{\lambda_1 \lambda_1'}{|\lambda_2| |\lambda_2'|} > 1 \quad (2.22)$$

が必要である。これが満たされているとき **heteroclinic connection が安定である** ということにしよう。つまり、2つの saddle がペアとなって安定解 (attractor) 的な存在になっている。

安定な Heteroclinic connection が存在するときに、各振動子に独立に微小なノイズを加えた場合を考え、その大きさを σ としよう。このときは、十分時間が経っても saddle からの距離は常に $O(\sigma)$ 程度保たれることになる。つまり、switching の周期は、 σ の距離からの escape time で決まっており

$$T_{swi} \sim -\frac{1}{\lambda_1} \ln \sigma \quad (2.23)$$

が得られ、遷移周期はノイズ強度の対数スケールに依存することがわかる。

2.6 区分線形モデルの詳しい解析

区分線形モデルをより詳しく解析することにより、heteroclinic connection の条件にある程度 definite な結果を与えられる。パラメタ a, b の変化に対し、heteroclinic connection の存在、安定性がどう変わるか、また、2-point cluster state 以外の解は安定になり得るのか、解析的に求めよう。

まず heteroclinic connection が存在すると仮定してその安定性を調べる。 (p, Δ) と $(1-p, \Delta')$ の固有値を (2.22) 式に代入すると

$$b < 2\pi p(1-p) \quad (2.24)$$

を得る。右辺は $p = 0.5$ で最大値 $\pi/2$ を与え、従って heteroclinic connection が安定となるためには $b < \pi/2$ が必要条件である。

次に $b < \pi/2$ を仮定して、 a の変化を考えよう²。 a が (それほど大きくない) 正の値を持つときは、 $\Gamma(x)$ が $x = 0$ で負の勾配を持ち、1-point cluster が安定となる。さらにこのときは (2.7) 式の解は $\Delta = \pi$ の自明解しか持たず、その解の固有値 λ_3 は正である。したがって heteroclinic connection は存在し得ない。 a が負の場合、1-point cluster は不安定となり、不変部分空間 $E_x \cup E_{AB}$ ($x = A, B$) 上でも attractor になり得ないことは 2.4 節でも述べた通りである。 a を小さく ($|a|$ を大きく) していくと、2.2 節で触れた、splay state が安定化する。(2.13)、(2.14) 式からもわかるように、負の勾配が鋭くなるほど、つまり b が小さいほど、 $|a|$ が小さい領域で安定化する。図 2.7 は $b = \pi/4$ としたときの a に対する相図である。また、splay state でない $n(\geq 3)$ -point cluster state も存在し得るが、解析がかなり複雑になり、ここでは行なわない。 $|a|$ が小さい領域で $n(\geq 3)$ -point cluster state が安定になっていないことは、数値シミュレーションで確認できる。

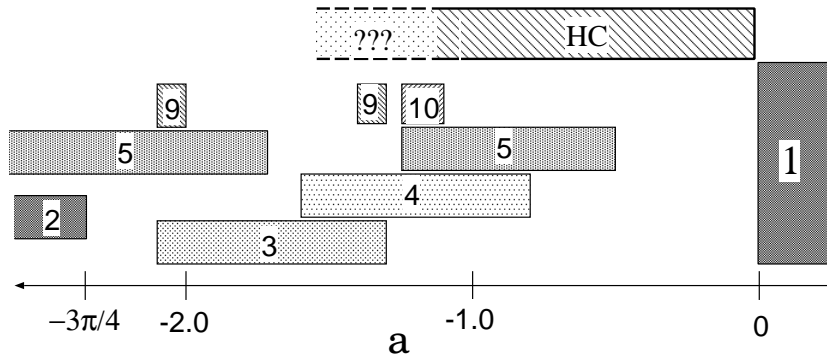


図 2.7: splay state の相図。数字 n が入った網の領域が n -splay state が安定なことを示す。'HC' の領域では heteroclinic connection が安定に存在し、つまり弱ノイズ下で slow-switching の起こる領域である。

$b = \pi/4$ として、 $|a|$ を大きくしていったときのシミュレーションの結果を述べておこう。 $a \simeq -0.48$ から splay state が安定となりますが、 $a \simeq -0.8$ でも、大抵 heteroclinic connection へ収束し、一番広い basin を持つようである。 $a \simeq -1.0$ では splay state にも収束するようになり、さらに splay state とは異なる 3-point cluster state も現れる。この状態は 2-point cluster state 同様不安定解で、弱ノイズを入れた場合 3つの cluster で switchig を起こす。ここでは少なくとも、2種類の splay state (4-splay, 5-splay state) と 2種類の heteroclinic connection (2-point cluster 解間, 3-point cluster 解間) が安定になっている。それぞれの basin は同程度の広さを持っているようだ。

$a \simeq -1.1$ では heteroclinic connection への収束はほとんど起こらない。heteroclinic connection が消滅する a は定かでないが、 $|a|$ が大きくなると splay state に

² a を減少させること、より一般には結合関数を負の方向へスライドさせることには、物理的対応が存在する。これは結合振動子系で結合に delay を加えることであり、詳しくは付録 A に述べておく。

収束する傾向が強くなる。付録 A に述べている通り、 $|a|$ を大きくすることは結合の delay を長くすることに対応している。delay によって振動子間の距離が広がり、これによって splay state に収束しやすくなると考えると、この結果はいたって直観的である。

第3章 神経細胞集団モデルにおける slow-switching 現象

この章では神経細胞の数理モデルとしてよく用いられている leaky integrate-and-fire モデルを用い、その集団が slow-switching 現象を起こすことを示す。集団モデルの解析に位相縮約を用いることによって、slow-switching の性質を説明することができる。

3.1 Leaky Integrator による神経細胞集団モデル

3.1.1 単一神経細胞モデル

神経細胞を記述する数理モデルで、最も単純なものの一つに leaky integrate-and-fire モデルがある。これは、膜電位を表す変数を v として、

$$t_0 \frac{dv}{dt} = V_0 - v + I(t) \quad (0 \leq v < v_{fire}) \quad (3.1)$$

と表される。ここで、 V_0 は静止電位で、通常 $V_0 < v_{fire}$ と定義される。 $I(t)$ は外部からの入力を表し、この作用によって v が v_{fire} に達したとき神経細胞は発火 (fire) したとみなして v を 0 にリセットする。また、 $I(t)$ が $v_{fire} - V_0$ より大きい定数の

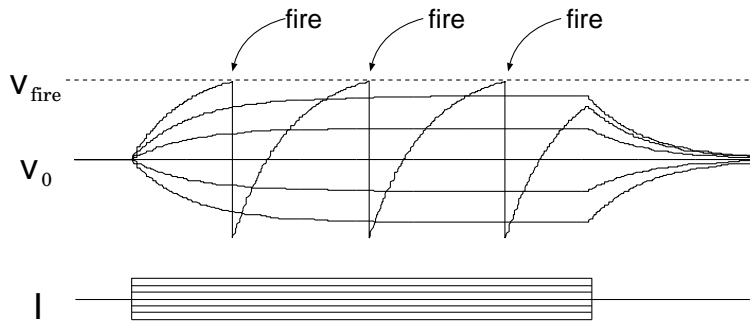


図 3.1: 一定入力を受けた leaky integrator。図の点線が $v = v_{fire}$ を示す。図 1.1 などに見られる神経細胞の膜電位特性を良く表している。ただし、leaky integrator では活動電位と呼ばれる v_{fire} を越えた後に起こる電位の一過性の上昇は表していない。

ときは、このモデルは自励振動性となる (図 3.1 参照)。このようにある閾値を越えた入力により、一過性の応答を示す性質を興奮性といい、神経細胞や BZ 反応系などに特徴的なものである。 t_0 は膜電位の特徴的な time-scale を与えるが、時間の変数 t のスケール変換により吸収できるので以後簡単のため $t_0 = 1$ とする。leaky integrate-and-fire モデルによって表される単一細胞を以後、leaky integrator と呼ぼう。

3.1.2 シナプスモデル

ニューロンは 1 個 1 個独立しているが、シナプス前細胞の電気的活動はシナプスを介しシナプス後細胞に伝えられる。シナプスには化学シナプスと電気シナプス (ギャップジャンクション) が存在するが、ここでは化学シナプスを対象にしよう。神経細胞の複雑なネットワークの存在する脳では、ほとんどが化学シナプスである。化学シナプスは前細胞の発火後、化学伝達物質を媒介して、電気的活動を後細胞に伝達する。伝達は時間遅延 (シナプス遅延) を伴い一方向性である。

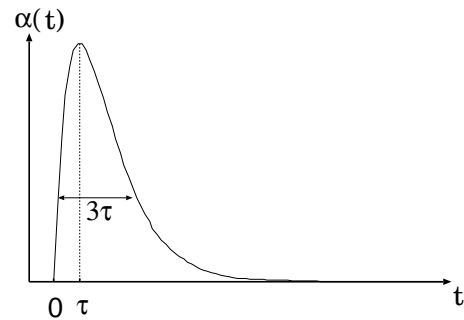


図 3.2: アルファ関数。

化学シナプスの機構は大変複雑であるが、現象論的に数理モデル化したアルファシナプス [17] がよく知られている。このモデルは時刻 $t = 0$ で前細胞が発火したときの後細胞の電位応答を、次のようなコンダクタンスで表したものである。

$$g_{\text{syn}}(t) = g_0 \alpha(t - s) \quad (3.2)$$

$$\alpha(t) \equiv \begin{cases} \frac{t}{\tau^2} \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right) & t \geq 0, \\ 0 & t < 0. \end{cases} \quad (3.3)$$

ここで、 $t = s$ は後細胞が伝達物質を受容し始める時刻であり、 g_0 は定数である。 $\alpha(t)$ はアルファ関数と呼ばれ、本来係数は τ^{-1} であるが、扱いやすいよう τ^{-2} で規格化

$$\int_0^{\infty} \alpha(t) dt = 1,$$

されている。図 3.2 に示したように、 τ は最大コンダクタンスに到達するまでの時間を表し、幅はおよそ 3τ である。これらの time-scale が結合の特徴的な性質を与える。

3.1.3 集団モデル

同じ性質を持った N 個の leaky integrator の集団を考えよう。個々の leaky integrator のダイナミクスを次のように記述する。

$$\frac{dv_i}{dt} = V_0 - v_i + I_i + I_{\text{syn}} \quad (i = 1, 2, \dots, N), \quad (3.4)$$

ここで、 v_i はある細胞 i の膜電位、 I_{syn} は集団内からのシナプス結合、 I_i は集団外からの入力である。 I_{syn} はアルファシナプスモデルを用い

$$I_{\text{syn}} = -g_0 \sum_{j=1}^N \sum_{\text{spikes}} \alpha(t - t_{\text{spikes}}^j - s), \quad (3.5)$$

と表す。 t_{spikes}^j は細胞 j の発火時刻で

$$v_j(t_{\text{spikes}}^j) = 0, \quad (3.6)$$

と与える。つまりある細胞が $v = v_{\text{fire}}$ に達すると時間 s の遅延の後、全ての細胞に同じ入力が起こる。 \sum_{spikes} は発火時刻列についての総和である。集団外部からの入力は、その平均を I 、平均値からのゆらぎを $\eta_i(t)$ とする。ここでは、 I を定数とし、 $\eta_i(t)$ は時間的に無相関で各細胞に独立なノイズ

$$\eta_i(t) = \sigma \cdot \xi_i(t), \quad (3.7)$$

$$\begin{cases} \langle \xi_i(t) \rangle = 0, \\ \langle \xi_i(t) \xi_j(t') \rangle = \delta_{ij} \delta(t - t'), \end{cases} \quad (3.8)$$

としよう。 σ はノイズの強度を表す。

(3.4)、(3.5) 式を取り扱いやすいよう、次のように変数変換する。電位は $0 \leq v < 2\pi$ にリスケールする。また 2 つの定数の和 $V_0 + I$ をまとめて V_0 と記述し、興奮性 ($V_0 < 2\pi$) に制約した leaky integrator を、自励振動 ($V_0 > 2\pi$) に拡張可能としよう。さらに最大コンダクタンス g_0 を $g_0 = K/N$ と規格化する。 K は結合の強さを与え、 N^{-1} によって結合の大きさのオーダーは集団の規模によらなくなる。

これより (3.4) 式は次のような集団モデルとなる。

$$\frac{dv_i}{dt} = V_0 - v_i + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{\text{spikes}} \alpha(t - t_{\text{spikes}}^j - s) + \sigma \cdot \xi_i(t), \quad (3.9)$$

$$i = 1, 2, \dots, N \quad 0 \leq v_i < 2\pi.$$

3.2 節より、自励振動領域 ($V_0 > 2\pi$) に限って解析をしよう。

3.1.4 神経細胞の数理モデルについて

第2章では神経細胞の集団を、数理モデルを用いて力学的な側面から解析していく。ここで、神経細胞の数理モデルがどのような基礎から作られているのか概略を紹介する。また、この節で構築したモデルと実際の神経細胞ネットワークとを比較してみよう。話の本筋には重要ではないので興味がなければ読み飛ばしてもらいたい。

神経細胞は、その細胞膜にイオンポンプ、イオンチャネルなどの膜タンパク質が埋め込まれている [18]。細胞はイオンポンプの働きによって細胞内に自由エネルギーを保つことができ、それをイオンチャネルが神経細胞に固有な電氣的活動へと変換する。この電氣活動は次のように要約される。単一神経細胞の膜電位は、細胞膜の内外のイオン勾配、ある電位で平衡状態となっており、この電位を静止電位と呼ぶ。何らかの入力が神経細胞にかけられると、電位は静止電位から摂動を受けるが、その摂動が小さいときは再び平衡電位へと収束していく。しかし摂動がある閾値より大きい場合は、膜電位は一過性に上昇（発火）したあとに静止電位へ収束する。これを活動電位（action potential、膜興奮）と呼び、このような挙動を示すことを一般に興奮性（excitability）と呼ぶ。活動電位は電氣パルス（非線形波動）として、数ミリから数メートルの長さを持つ神経繊維を減衰することなく伝搬される。

これらの電氣活動は、イオンポンプ、イオンチャネルの働きによる選択的なイオン透過性に依存しており、単純な物理化学の原理によって記述ができる。Hodgkin と Huxley はイカの神経細胞の巨大軸索を用いて詳細にその機構を記述し、神経細胞の数理モデル化に成功した [19]。Hodgkin-Huxley モデルは以下の形式を持ち、パラレルコンダクタンスモデルと呼ばれる [20][21]。

$$C \cdot \frac{dv}{dt}(t) = - \sum_k g_k(v, t) \cdot (v - E_k) + I. \quad (3.10)$$

ここで、 v は膜電位、 C は膜容量、 g_k はイオン種 k のチャネルコンダクタンス、 $(v - E_k)$ はイオン種 k の移動を引き起こす電氣的駆動力である。チャネルコンダクタンス g_k は一般に、時間及び膜電位に依存した特性を持つ。 E_k は反転電位と呼ばれ、イオン種によって個別に決まる。

I は他の神経細胞からの入力電流で、単一神経細胞を考える時は 0 である。結合が化学シナプスの場合は、 $I = -g_{syn} \cdot (v - E_{syn})$ となる。ここで g_{syn} は、伝達物質の受容によって影響を受けるイオンチャネルのコンダクタンスである。シナプス結合によって後細胞の受ける電位変化が正になるか負になるかはコンダクタンスの特性ではなく、反転電位 E_{syn} で決まっている。つまり、どのイオンのチャネルが影響を受けるかに依存している。 E_{syn} が静止電位よりも大きい場合は全体として正の入力を受け、EPSP（興奮性入力）と呼ばれる。また、 E_{syn} が静止電位よりも小さい場合はその逆となり IPSP（抑制性入力）と呼ばれる。単一神経細胞は数千以上のシナプス結合を受けており、その約 8 割が EPSP である [22] [23]。3.1.2

節では $(E_{syn} - v)$ の項を無視しているが、これは入力 EPSP だと考え、さらに反転電位が十分静止電位に比べて高いとした近似である。実際この項を入れても次節からの解析は可能だが、EPSP 領域を考える限り大きな定性的変化はないようである。なるべくモデルを単純にするため、第 2 章では入力は生のアルファ関数としよう。第 3 章では、より忠実に神経細胞をモデル化し解析するが、本研究で焦点を当てる slow-switching 現象に関する限り、2 つのモデルに差はない。

さて、この節で構築したモデルのように、全ての細胞が全てに接続し、さらに外部から入力を受けると言うのはどういうことを想像すればいいのだろうか。脳内では神経細胞が数多くの小集団を形成し、その集団ごとに役割を持っている。この小集団内のネットワークが十分密であり、外部からほとんど同じソースからの入力を受けているとしよう。これを大胆に理想化したのが (3.9) モデルである。このモデルでは全ての神経細胞がまったく同一で現実的ではないが、この章の目的は、神経細胞ネットワークを模倣することではなく、神経細胞の力学的な側面に新しい見方を提案することである。また、同一性の破れが小さい場合は摂動としてとらえ、(3.7) 式のノイズと考えて差し支えないであろう。同一性を破った場合については 3.4 節でも触れる。

3.2 位相モデルによる解析

(3.9)式を見ると、どのようにして解析が可能か皆目見当かつかない。しかし好運にも、結合振動子系の解析にはすでに位相縮約という強力な手法が確立している。モデルの性質は、位相縮約を通してほぼ明らかにできる。ここでは弱結合 ($K \ll 1$) を仮定するが、得られた位相モデルが弱結合と言えない領域 $K \sim O(0.1)$ でも (3.9) 式の性質を説明できることが数値シミュレーションで示される。

(3.9) 式のノイズの項は、この節では考えず、決定論的な力学の構造に注目しよう。

3.2.1 位相縮約

まずは変数 v_i を非線形変換し、時間的に滑らかな変数にする。この変換は次のように与えられる。

$$\psi_i = T(v_i) \equiv -w \ln \left(1 - \frac{v_i}{V_0} \right) \quad (0 \leq \psi_i < 2\pi), \quad (3.11)$$

$$\omega = -\frac{2\pi}{\ln(1 - 2\pi/V_0)}. \quad (3.12)$$

この変換により (3.9) 式は

$$\frac{d}{dt} \psi_i(t) = \omega + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{\text{spikes}} Z(\psi_i) \alpha(t - t_{\text{spikes}}^j - s), \quad (3.13)$$

となる。 Z は位相応答関数と呼ばれ次のように求められる。

$$Z(\psi) = \frac{\omega}{V_0} \exp \left(\frac{\psi}{\omega} \right) \quad (3.14)$$

この変換によって、結合のないときは振動数が定数となり、これが滑らかな変数の意味である。これより変数 ψ_i を振動子 i の位相と呼ぼう。発火の条件 (3.6) 式は

$$\psi_j(t_{\text{spikes}}^j) = T(0) = 0 \quad (3.15)$$

となる。さらに新しい位相 Ψ を

$$\psi_i(t) = \omega t + \Psi_i(t) \quad (3.16)$$

によって定義する。これを (3.13) 式に代入して、

$$\frac{d}{dt} \Psi_i(t) = \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{\text{spikes}} Z(\omega t + \Psi_i) \alpha \left(\frac{\omega t + \Psi_j(t_{\text{spikes}}^j) - \omega s}{\omega} \right), \quad (3.17)$$

ここで (3.15) 式の関係

$$\psi_j(t_{\text{spikes}}^j) = \omega t_{\text{spikes}}^j + \Psi_j(t_{\text{spikes}}^j) = 0$$

を使った。ここまでは厳密な結果である。

系の長時間の挙動を調べる場合、(18)式右辺を時間 $T (= \omega/2\pi$ 、振動子の固有周期) で、平均しても差し支えないだろう。

$$\frac{d}{dt}\Psi_i(t) = \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \frac{1}{T} \int_t^{t+T} dt' \sum_{\text{spikes}} Z(\omega t' + \Psi_i(t')) \alpha \left(\frac{\omega t' + \Psi_j(t_{\text{spikes}}^j) - \omega s}{\omega} \right). \quad (3.18)$$

さらに K が小さい場合を考えよう。この場合 Ψ はゆっくり変動する量なので、この積分の範囲においてこの変化を無視することができる。つまり被積分関数内の $\Psi_i(t')$ 、 $\Psi_j(t_{\text{spikes}}^j)$ をそれぞれ、 $\Psi_i(t)$ 、 $\Psi_j(t)$ と置く。

$$\frac{d}{dt}\Psi_i(t) \simeq \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \frac{1}{T} \int_t^{t+T} dt' Z(\omega t' + \Psi_i(t)) \alpha \left(\frac{\omega t' + \Psi_j(t) - \omega s}{\omega} \right). \quad (3.19)$$

この近似のもとでは、(17)式の Ψ を定数とみなしているの、 j 素子の発火は周期 T で起っていると解釈される。特に、 $\alpha(t)$ が $t = T$ で 0 に十分近いとき、つまり τ が T に比べ十分小さいときは、 $t > T$ の部分を (3.19) 式の積分で無視できるだろう¹。この時は $\alpha(t)$ は周期 T の周期関数と考えてよい。また、 $Z(t)$ も同様に周期 T の周期関数になっているので、(3.19) 式の積分は、積分の初期値に依存していないことがわかる。(3.19) 式において、 $\lambda = \omega t' + \Psi_j(t) - \omega s$ と置換すると

$$\frac{d}{dt}\Psi_i(t) = \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} d\lambda Z(\lambda + x + \omega s) \alpha \left(\frac{\lambda}{\omega} \right), \quad (3.20)$$

$$x \equiv \Psi_i(t) - \Psi_j(t) (= \psi_i(t) - \psi_j(t)),$$

を得る。右辺は x のみの関数であり、位相モデル

$$\frac{d}{dt}\psi_i(t) = \omega + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma_s(\psi_i - \psi_j), \quad (3.21)$$

$$\Gamma_s(x) \equiv \Gamma(x + \omega s) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} d\lambda Z(\lambda + x + \omega s) \alpha \left(\frac{\lambda}{\omega} \right), \quad (3.22)$$

を得る。この近似により振動子間の相互作用は時間に陽によらなくなり、互いの位相差にのみに依存する。このため、(3.9) 式に比べはるかに解析しやすくなった。

¹ τ が大きい領域を扱う場合は、被積分関数の $\alpha(t)$ を $\sum_{n=0}^m \alpha(t + nT)$ とし m を $\alpha(mT)$ が十分 0 に近づくようにとればよい。

3.2.2 解析

V_0 と ω は独立ではないので、(3.21)、(3.22) 式のパラメタは ω 、 K 、 N 、 s 、 τ の 5 つである。(3.21) 式の ω 、 K は dynamics の time-scale を決めるだけで、集団運動に定性的な変化を与えないが、(3.22) の ω は重要なパラメタである。 N は十分大きければ、その変化は集団状態に変化を与えない²。 s は (3.22) から明らかなように、結合関数を負の方向へ ωs スライドさせるだけである。したがって、 ω と τ の変化による、 $\Gamma(x)$ の変化を追えば十分である。

(3.22) 式の積分を実行すると

$$\Gamma(x) = \frac{\beta}{2\pi V_0 \tau^2} e^{\frac{x}{\omega}} \left[(1 - e^{-\frac{2\pi}{\omega}})(2\pi - \beta - x)e^{\frac{2\pi}{\beta}} + (2\pi - \beta)e^{-\frac{2\pi}{\beta}} e^{\frac{2\pi}{\beta}} + \beta \right] \quad (3.23)$$

$$\left(\beta \equiv \frac{\omega\tau}{\tau - 1} \right)$$

を得る。関数形は非常に複雑であるが、重要なのは関数の form ではなく shape である。図 3.3 は、パラメタを $\omega = 2\pi$ 、 $\tau = 0.05$ としたときの $\Gamma(x)$ であるが、2.3 節の区分線形モデルとよく似ている。得られた結合関数を用いて 2.2 にならぬ解析をすることにより、区分線形モデルとほぼ同様の結果を得ることができるが、ここでは、パラメタの変化によって結合関数の shape がどのように変わるかを考察し、区分線形モデルとの対応を調べよう。

図に点線で示したのが位相応答関数 $Z(x)$ である。この関数は (3.22) 式の積分にあつたものであり、(3.14) 式で与えられている。 $Z(x)$ の不連続性は leaky integrator で、 dv/dt が不連続だったことに起因している。 $Z(x)$ は ω のみに依存しており、 ω が増加すると、 $Z(x)$ は大きくなるが、shape はそれほど変わらない。増分は結合定数 K の増加と考えるとよく、 $Z(x)$ の変化による $\Gamma(x)$ の定性的変化はあまりないと言える。 $\Gamma(x)$ は、 $\alpha(x/\omega)$ が $Z(x)$ を平均化して得られることが、(3.22) 式の積分形式からわかる。つまり、ある点の結合関数 $\Gamma(x_0)$ は、 $Z(x)$ を x_0 から正の方向へ $3\omega\tau$ 程度の幅を持って平均化して得られる。これより、区分線形モデル (2.15) のパラメタ a 、 b とは

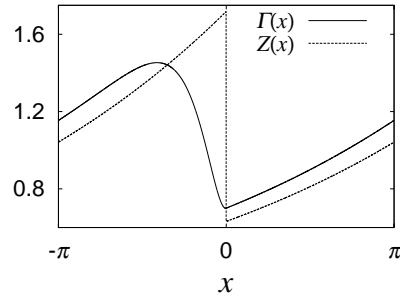


図 3.3: 細胞集団モデルの結合関数

$$\begin{cases} a \simeq -\omega s \\ b \simeq 3\omega\tau \end{cases} \quad (3.24)$$

² N が小さいときは、解や固有値の存在条件が変化する。例えば $N \leq 3$ ではクラスタを 2 つ形成できないため、 λ_1 か λ_2 の少なくともどちらかが失われる。heteroclinic connection を形成するためには $N \geq 4$ が必要条件である。

と対応づけられる。なお $\alpha(t)$ は 0 から立ち上がる関数なので、これ自体 delay の効果を持っており、 a を τ に応じて微小に減少させる。

leaky integrator による神経細胞集団モデルは、弱結合の範囲では区分線形モデルとよく対応がついている。 ω 、 s 、 τ に対して、2.5 節と同様な解析が容易に行なえるが必要ないであろう。得られた $\gamma(x)$ の shape から、slow-switching が起こることが予想される。ここでは次節で用いるパラメタ $K = 0.1$ 、 $s = 0.1$ 、 $\omega = 2\pi$ 、 $\tau = 0.05$ で得られる $\Gamma_s(x)$ を用い、2-point cluster state の存在条件 (2.7) 式と固有値 (2.9)-(2.11) 式を図 3.4、3.5 に示しておく。次の節では slow-switching に対象を絞り、(3.9) 式の数値解析を行なう。slow-switching の周期は、得られた固有値 $\lambda_1 \simeq 0.013$ より

$$\begin{aligned} T_{swi} &\sim -\frac{\ln(10)}{\lambda_1} \log_{10} \sigma \\ &\sim -177 \log_{10} \sigma \end{aligned} \quad (3.25)$$

程度と予想される。

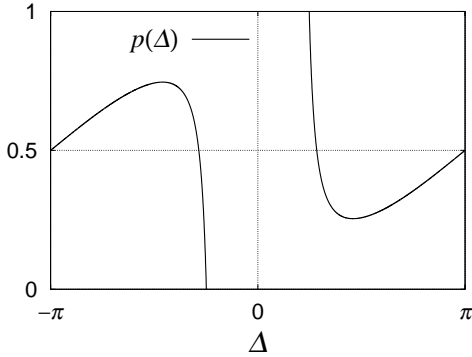


図 3.4: (p, Δ) の存在条件

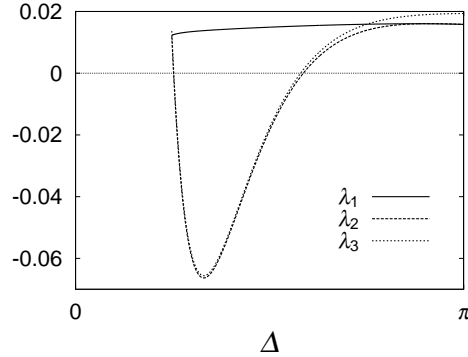


図 3.5: (p, Δ) の固有値

3.3 数値解析

神経細胞集団モデル (3.9) が slow-switching 現象を起こすことを数値シミュレーションを用いて確認する。パラメタは、前節で用いた $N = 100$ 、 $K = 0.1$ 、 $\omega = 2\pi$ 、 $\tau = 0.05$ 、 $s = 0.1$ に固定する。 $s = 0$ でも slow-switching を示すのだが、delay を少し入れることにより、cluster 間の距離が離れ現象が見やすくなる。集団の規模 N は集団運動に変化を与えない。結合の強度は $K \sim 1$ 程度までは同様な結果が得られるが、それ以上強いと splay cluster state が得られる傾向にある。 $\tau = 0.05$ は leaky integrator の固有周期 $1 (= 2\pi/\omega)$ に比べ十分短い量である。つまり、外部からの入力 leaky integrator を自励振動子にする程度には強いが、その周期はシナプス結合の time-scale に比べて十分短いと解釈できる。

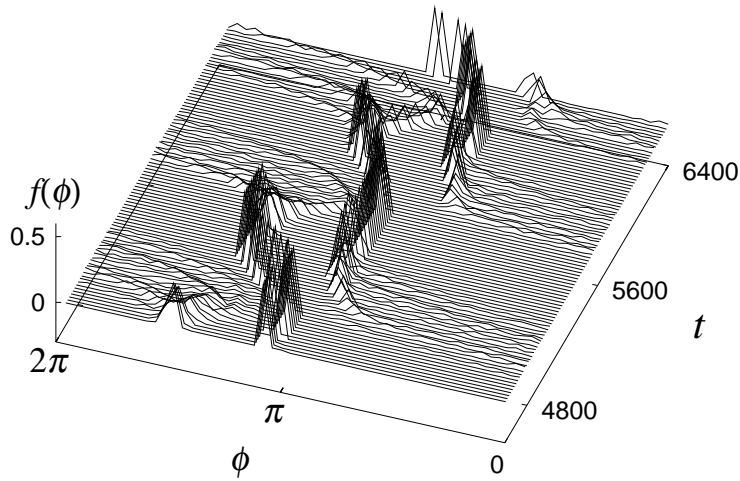


図 3.6: leaky integrator による slow-switching 現象

シミュレーションの結果は図 3.6、3.7 の通りである。図 3.6 は各 leaky integrator の位相分布の時系列である。図中の ϕ は電位 v_i を適当にリスケールしたもので、 $f(\phi)$ が分布密度である。図 3.7 は、ノイズの強度 σ に対し集団状態の遷移時間 T_{swi} をとったものであるが、ここでもノイズに対する対数スケールの依存性がよく現れている。フィッティングした直線の傾きは 183 であり、位相モデルから予想された $\ln(10)/\lambda_1 \sim 177$ と良く一致する。

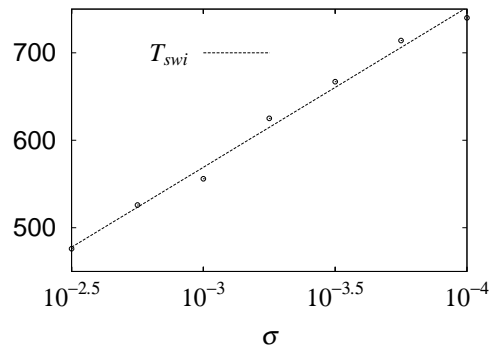


図 3.7: 遷移周期

3.4 Random delay

ここまで、振動子とその結合を全て同一にして解析を行なってきた。しかし、slow-switching がノイズ下で起こる現象といった点から示唆されるように、実は厳密な同一性を必要としない。例えば、(3.9) 式の同一性を破ったと考えよう。解の性質がトポロジカルに保存されていると仮定し、2つの 2-point cluster state に対応する解を S, S' としよう。(2.19) 式の対称性が失われたことにより heteroclinic

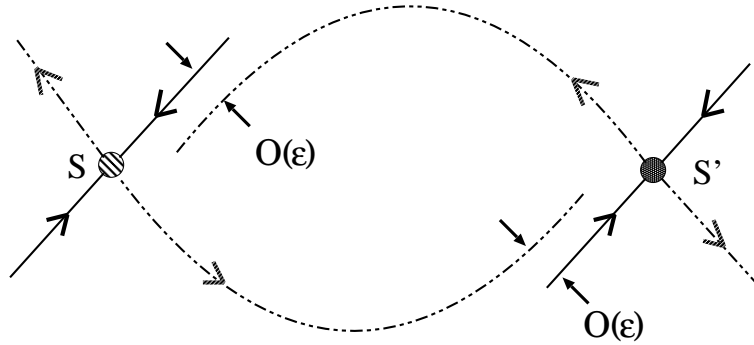


図 3.8: 対称性の破れの効果。対称性の破れにより解と不安定多様体は接続されず、ズレが生じ、この距離を ϵ としよう。このズレが十分小さい場合は、対称性を保持した系に $O(\epsilon)$ の大きさのノイズが与えられていると見なせる。

connection は形成されないが対称性の破れが微小であれば、解の不安定多様体は、組をなしていたもう一方の解の十分近傍を通るであろう（図 3.8 参照）。そのズレが十分小さければ、これはノイズの効果と同じである。つまり、系の対称性の破れがノイズの効果となり、slow-switching を起こすと期待される。

ここでは神経系で興味を持たれる random delay を考え、(3.9) 式の delay s に微小な幅を持った分布を与える。

$$\frac{dv_i}{dt} = V_0 - v_i + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{\text{spikes}} \alpha(t - t_{\text{spikes}}^j - s_{ij}) \quad (3.26)$$

ここで s_{ij} は平均を 0.1、分散 η^2 のガウス分布で与える。他の条件をすべて 3.3 節と同じにし、ノイズを与えないで数値解析をすると、やはり slow-switching 現象が得られる。また遷移周期の η への依存性はやはり対数スケールで、傾きもほぼノイズの場合と同じである。つまり、delay の分布が heteroclinic に接続されていた解を $O(\eta)$ だけ離れたと結論できる。

delay への分布を考えたら、各振動子の性質や結合強度を分布させても同様である。系の厳密な同一性が不要でないということは、実験の可能性を示唆するものである。

第4章 Slow-switching現象への分岐

3章では、膜電位の dynamics のみを表現した leaky integrator を用いて slow-switching 現象を解析した。leaky integrator は神経細胞の膜電位特性を非常に良くとらえた単純なモデルであるが、いくつかの欠陥がある。一つは、活動電位が記述されていないことである。このため leaky integrator は発火を起こすと瞬間的に電位特性が変化し、電位の時間微分 dv/dt は不連続な関数になっている。これは非物理的であり、もちろん非生理学的である。実はこのことが (3.9) 式の leaky integrator 系で完全同期が得られない原因となっている。2つの leaky integrator 振動子が同期するためには、お互いから送られるパルスがお互いの電位変化の緩和のタイミング ($|dv/dt|$ が減少する期間) と合うことが必要である。しかし、スパイクの直後から滑らかに立ち上がるパルスを送るこのモデルでは、すでに電位変化の緩和は終わっており、同期は起こらない¹。これはネコの大脳皮質で観測された神経細胞の集団同期現象 [25] などを見ると、leaky integrator の欠陥と言えるだろう。もう一つは、leaky integrator がイオンチャネルの dynamics を記述していないことである。他の神経細胞からの入力により電位が上がったとき、イオンチャネルなどの電位に追従する dynamics にずれが生じる。つまり、振動領域にあった場合 dynamics はリミットサイクル上を運動しているのだが、電位方向に摂動を加えると一般に軌道を外れる。イオンチャネルの dynamics が電位の dynamics に十分早く追従する場合は、断熱的に消去され電位のみで記述可能になるが、実際の神経細胞でどの程度それが許されるかはわからない。Slow-switching はこのような leaky integrator の特異性が起こしているのではないかと思われるかもしれない。また、位相モデルや leaky integrator 系など、振動子が 1 次元であること、つまりスカラー場でのみ heteroclinic connection という構造が形成されるのではとも考えられる。これらの疑問は、この章で用いる多変数振動子で slow-switching を示すことにより解決されるだろう。ベクトル場での heteroclinic connection の形成については 2.4 節と同様になされ、付録 B に述べておく。

Leaky integrator の特異性、特に電位変化の不連続性はやはり非現実的なので、力学的側面を解析する場合にはあまり適当なモデルでないと思われる。弱結合の領域を扱うのなら、3.2.1 節で導いた位相モデルを用いる方がより、自然であろう。強結合の領域を扱うのなら、電位以外の dynamics を記述していない leaky integrator

¹ $s = 0$ かつ $\tau \rightarrow 0$ のときは例外で、完全同期解が安定になる。これは、 $\alpha(t)/\tau \rightarrow \delta(t)$ となり、 $\Gamma_s(x)$ が $x = 0$ で (不連続であるが) 負の傾きを持つためである。結合が δ 関数の場合の解析は蔵本が行なっている [24]。

を使うのは不適當であろう。

この章では以上の動機から、神経細胞をより忠実にモデル化したパラレルコンダクタンスモデルを用いる。具体的には2変数系の Morris-Leccar モデルを用いよう。このモデルをアルファシナプスモデルを用いて結合させたとき、結合の時定数 τ が十分小さい場合は完全同期状態となる。この τ を増やしていくとある臨界点で、完全同期解は不安定化し、分岐 [26] として heteroclinic connection が形成される。この分岐は saddle-node 分岐と transcritical 分岐が融合した構造を持ち、対生成した分枝同士が heteroclinic に接続される。結果として、弱ノイズを加えた系では、定常的に局在した 1-cluster state から、slow-switching を起こす 2-cluster state へと分岐する。 τ を固定して外部からの入力を大きくしていても同じ結果が得られる。

この章で、再び別のモデルを用いて slow-switching を解析するには、2つの目的がある。一つは、多変数振動子系で heteroclinic connection が形成されるのを確認すること、もう一つは heteroclinic connection への分岐の構造を明らかにすることである。

4.1 Morris-Leccar モデル

2変数 Morris-Leccar(ML) モデル [27] は次のように与えられる。

$$\frac{dv}{dt} = -\bar{g}_{Ca}m_{\infty}(v)(v - E_{Ca}) - \bar{g}_K w(v - E_K) - \bar{g}_L(v - E_L) + I, \quad (4.1)$$

$$\frac{dw}{dt} = \phi \frac{[w_{\infty}(v) - w]}{\tau_w(v)}. \quad (4.2)$$

ここで、 v は膜電位、 w はチャネルコンダクタンス特性、関数形は $m_{\infty}(v) = 0.5[1 + \tanh\{(v - v_1)/v_2\}]$ 、及び $w_{\infty}(v) = 0.5[1 + \tanh\{(v - v_3)/v_4\}]$ である。パラメタは全て [28] に従い、 $v_1 = -0.01$ 、 $v_2 = 0.15$ 、 $v_3 = 0.1$ 、 $v_4 = 0.145$ 、 $\bar{g}_{Ca} = 1.0$ 、 $\bar{g}_K = 2.0$ 、 $\bar{g}_L = 0.5$ 、 $E_{Ca} = 1.0$ 、 $E_K = -0.7$ 、 $E_L = -0.5$ 、 $\phi = 1/3$ とする。 I は外部からの入力電流である。このパラメタは Morris と Leccar の元論文からリスケールされており、 v 、 t 、 i の単位は、それぞれ $[100mv]$ 、 $[5msec]$ 、 $[25\mu A/cm^2]$ である。ML の性質は [28][29] など良く調べられている。定常入力による興奮性から自励振動性への転移は $I \simeq 0.084$ で起こり、図 4.1 の通り、神経細胞の膜電位特性を良く再現する。

3.1.3 節同様、次のような集団モデルを考えよう。

$$\frac{dv_i}{dt} = F_v(v_i, w_i) + I_{syn}^i + I + \sigma \cdot \xi_i(t), \quad (4.3)$$

$$\frac{dw_i}{dt} = F_w(v_i, w_i) \quad i = 1, 2, \dots, N. \quad (4.4)$$

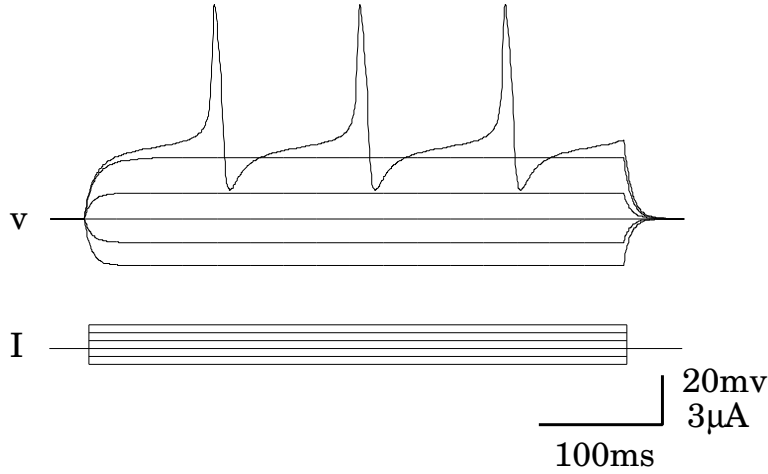


図 4.1: 入力電流 I への電位応答。神経細胞の膜電位特性（図 1.1 参照）を非常によく再現している。

ここで、 $F_v(v_i, w_i) + I$ と $F_w(v_i, w_i)$ はそれぞれ、(4.1) 式と (4.2) 式の右辺を与え、シナプス結合は

$$I_{\text{syn}}^i = \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N N(E_{\text{syn}} - v_i) \sum_{\text{spikes}} \alpha(t - t_{\text{spikes}}^j - s). \quad (4.5)$$

である。これは、3.1.4 節で述べた通り、より現実的なシナプスモデルであり、 $(E_{\text{syn}} - v_i)$ の項は電氣的駆動力を表す。反転電位 E_{syn} が静止電位より高いとき、結合は EPSP（電位を引き上げる結合）であるといえる。ここでは $E_{\text{syn}} = 1.0$ とするが、EPSP を与える E_{syn} の値の変化は以後の結果に定性的変化を与えないことが確認できる。スパイク時刻は

$$v_j(t_{\text{spikes}}^j) = 0 \quad \text{かつ} \quad \frac{dv_j}{dt} > 0,$$

で与える。 ξ_i は (3.8) 式と同様で、 σ はノイズの強さを与える。

結合の delay を無視 ($s = 0$) し、自励振動領域、とくに $I = 0.09$ の場合を考え、コンダクタンスの立ち上がりの時定数 τ の変化による状態の遷移を解析する。 $K \sim O(1)$ のときは、 τ の大小によらず、完全同期が得られる傾向にある。 $K \sim O(0.1)$ の場合、 τ が十分小さいときは完全同期 (1-point cluster) 状態へと速やかに収束するが、 τ を大きくしていくと、ある臨界値 $\tau = \tau_c$ で不安定化し、ノイズ下では slow-switching が始まる。この転移の解析も、やはり位相縮約が有効である。位相モデルは次のように与えられる。

$$\frac{d}{dt} \psi_i(t) = \omega + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma(\psi_i - \psi_j), \quad (4.6)$$

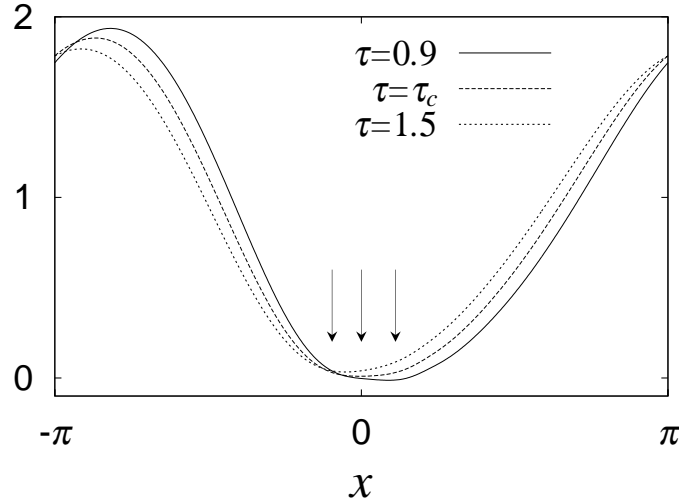


図 4.2: 位相縮約によって数値的に得られた結合関数。 τ は delay の効果を持つので、 τ の増加とともに結合関数を負の方向へスライドする。図の矢印は結合関数の極小値を与える x を表している。

ここで ψ は w - v 平面に作られる limit-cycle に沿って定義された位相 ($0 \leq \psi < 2\pi$)、 ω は振動数で、limit-cycle の固有周期を T として $\omega = 2\pi/T$ である。多変数系では位相縮約は一般に数値的になされる。図 4.2 は数値的に得られた結合関数 $\Gamma(x)$ を τ を変化させプロットしたものである。3.2.2 節で触れたように、 τ は delay の効果と、下りの勾配を緩やかにする効果の 2 つを持つ。 τ が小さい領域で完全同期となるのは、 $\Gamma'(0)$ が負となっているためである。 τ_c を越えると、 $\Gamma'(0)$ は正となって同期解が不安定化し、 $\tau = 1.5$ ではすでに slow-switching が起こっていることが確認できる。完全同期状態から slow-switching 状態への分岐は一般には transcritical 分岐となっている。次の節ではこの分岐構造を位相モデルを用いて表そう。

なお、ここでは τ を制御パラメタとするが、3.2.2 節の結果からもわかるように、delay s でも振動数 ω でも同じ結果になる。特に ω を大きくするには外部からの入力 I を増やせばよく、より自然な操作であろう。ここで τ を用いるのは、3.2.2 節で簡単に述べた τ による delay の効果を確認すること、 s より非自明であること、そして結合関数の計算が I を変化させるより簡単であるということが理由である。

4.2 Slow-switching への分岐

2.2 節で計算した通り、2 つの point cluster 間の距離 $x \equiv \psi$ に対する運動方程式は

$$\frac{d}{dt}x(t) = (2p - 1)\Gamma(0) + (1 - p)\Gamma(x) - p\Gamma(-x), \quad (4.7)$$

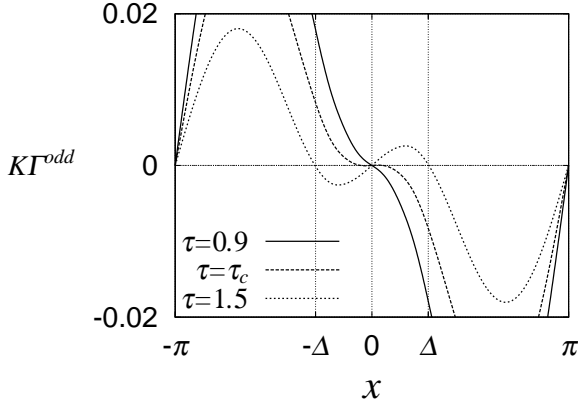


図 4.3: τ が増加によって $x = 0$ の自明解が不安定化し、 x 方向について安定な $x = \pm\Delta$ 解が対生成する。

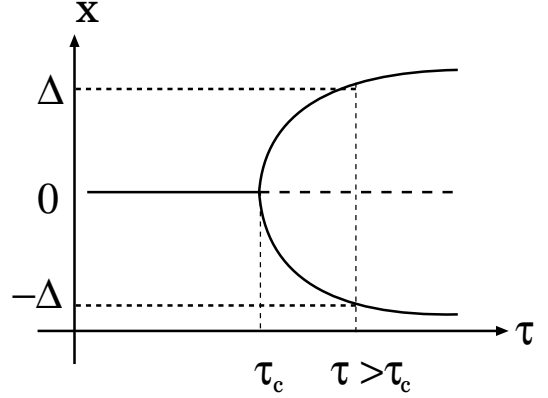


図 4.4: pitchfork 分岐。実線が (x 方向について) 安定解、点線が不安定解を表す。

である。

まず特別な場合として、 $p = 0.5$ の場合、つまり振動子が個数比 1 : 1 の point cluster に分割される解への分岐を見よう。この解のみは pitchfork 分岐となっている。(4.7) 式は $p = 0.5$ で

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}x &= K \left\{ \frac{\Gamma(x) - \Gamma(-x)}{2} \right\} \\ &\equiv K\Gamma^{odd}(x), \end{aligned} \quad (4.8)$$

となる。図 4.3 は 3 つの τ について $K\Gamma^{odd}(x)$ をプロットしたものである。原点が 1-point cluster 解で、その他の x 軸との交点が 2-point cluster 解の ($p = 0.5, \Delta$) を与える。交点での傾きが Δ の揺らぎに対する固有値 λ_3 である。 $\Gamma^{odd}(x)$ が奇関数であることからこの分岐が図 4.4 の pitchfork 型であることは明白であろう。この分岐によって x 軸方向に対して安定な解である $(0.5, \Delta)$ と $(0.5, -\Delta)$ ($\Delta > 0$) の一組が分岐する。しかしそれぞれの分枝はもう 2 つの固有値、(2.9)、(2.10) 式で表される λ_1, λ_2 を持つ。この固有値に対応する方向を y 方向、 z 方向としよう。 y, z は本来多次元の部分空間だが、各部分空間の固有値は全て縮退しているので、1次元で表示する。 $(0.5, \Delta)$ の固有値は、分岐点ではすでに $\lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0$ となっている。つまり y が不安定方向で z が安定方向である。 $(0.5, -\Delta)$ はこれと全く逆である。あとは 2.4 節と同様で、この 2 つの分枝は図 4.5 のように heteroclinic に接続される。弱ノイズを入れた系での数値シミュレーションにより、 τ が臨界値を越えると集団状態の振動 (slow-switching) が始まることを確認できる。

さて、一般の p ではどうなっているのだろうか。この場合は (p, Δ) と $(1-p, \Delta')$ の間に heteroclinic connection が形成されるのだが、分岐構造は $p = 0.5$ の場合とはだいぶ様子が違う。図 4.6 は $p = 0.4$ のときの (4.7) 式の右边を表している。 τ_c 近傍で、 $x > 0$ の部分に saddle-node 分岐が先に起きていることがわかる。 τ_c が大き

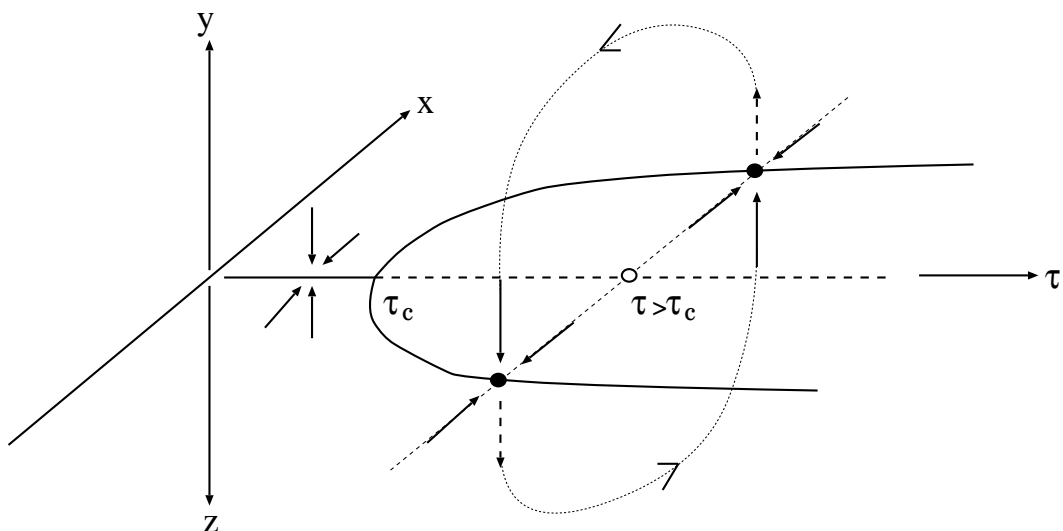


図 4.5: heteroclinic connection への分岐 ($p = 0.5$)。 $\tau = \tau_c$ で pitchfork 分岐が起こるが、対生成する分枝はサドル解であり、それぞれの分枝は y 、 z 方向のどちらか一方について不安定である。このサドル解同士は 2.4 節で説明した構造により、不安定多様体によって接続されている。

くなるにつれ、不安定な分枝は原点に近付き、 $\tau = \tau_c$ で transcritical 分岐を起こす。これは、 $p \neq 0.5$ のときは、 $x = 0$ の解の近傍系で非線形項の最低次が x^2 であることに起因する。このようにして、 $\tau > \tau_c$ では x 方向に対して安定である非対称な分枝が 2 つ現れ、この間で heteroclinic connection が形成される。これを模式的に表したのが図 4.7 である。

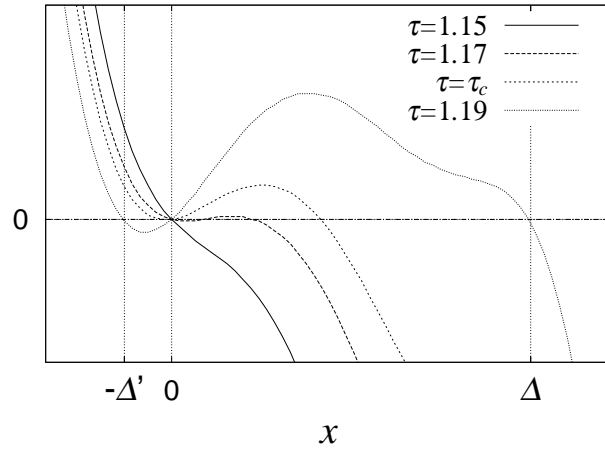


図 4.6: 非対称解の分岐の様子。 $\tau < \tau_c$ で saddle-node 分岐、 $\tau = \tau_c$ で transcritical 分岐が起きている。

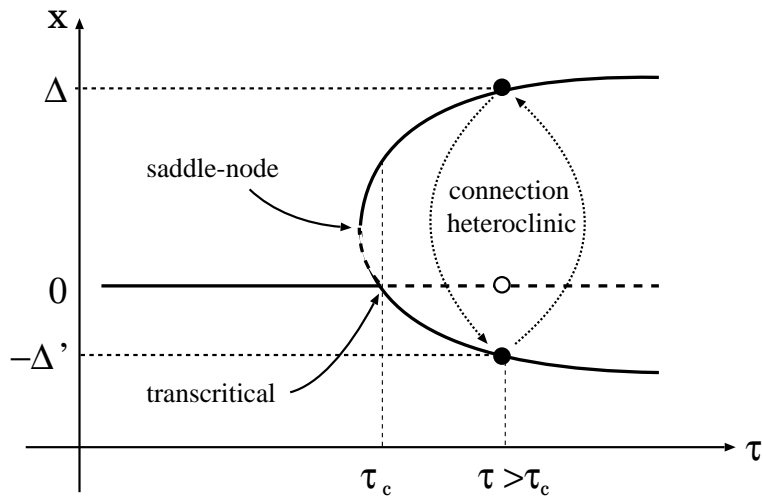


図 4.7: transcritical 分岐による heteroclinic connection の形成。 x について非対称に形成される。

第5章 まとめと議論

本研究は slow-switching 現象の構造を解析し、神経細胞モデルでそれが起こることを示した。第2章では位相モデルを用い、slow-switching の力学的背景である、heteroclinic connection の構造を明らかにした。また、区分線形モデルの解析により heteroclinic connection の形成と安定性の条件に、ある程度 definite な結果を与えられた。第3章では leaky integrator の集団が slow-switching を起こすことを示し、特に、解析的な位相縮約によりモデルの定性的性質を明らかにした。第4章では多変数振動子系での slow-switching の例を挙げた。また、delay による slow-switching 現象への分岐を解析した。この分岐によって完全同期となっていたモデルが、slow-switching を始める。noise や delay は自然界では本質的なものである。安定な定常状態を示すモデルだと考えられていたものも、delay と noise を考慮することにより slow-switching を起こす可能性がある。ここで特に slow-switching のロバスト性について議論しよう。

slow-switching 現象は、heteroclinic connection の存在下では noise を入れることにより起きる。それでは、heteroclinic connection のロバスト性とはどのようなものであろうか。第2章で述べた通り、heteroclinic connection の形成には区分線形モデルで代表されるような結合関数 Γ の shape が重要であった。第3章、第4章で具体的なモデルから、結合関数を計算したが、特に結合をアルファ関数のようなパルス的なものを用いると各振動子に固有な dynamics が主に効いてくる。つまり 3.2.1 節の位相縮約でも現れた $Z(x)$ という位相応答関数の shape が重要になる。この関数が区分線形モデルのような shape を持つ場合は heteroclinic connection が形成されやすいだろう。 $Z(x)$ は主に limit-cycle 上での速度変化が効いている。一般に緩和振動子系と呼ばれものは、速度が遅くなる場所が偏在しており、これが $Z(x)$ の落ち込むところを形成する。神経細胞の数理モデルは定常入力下で緩和振動子となるため、heteroclinic connection が容易に得られた。緩和振動子の例は他にも多くあり [30] [31] [32]、heteroclinic connection は多様なモデルで確認できるであろう。

しかし、heteroclinic connection は、各振動子の同一性を厳密に保った場合にのみ存在し、現実的なロバスト性とは異なるものである。これに対し slow-switching はノイズ下での現象であり、また 3.4 節でも述べたように厳密な同一性を要求しない。もし、性質が非常に近い振動子系を得ることができたら、実験で観測することも可能であろう。しかし、より現実的には振動子の性質や結合の形態に高い同一性を望むのは難しい。そのような状況で slow-switching はどのような意味をなすので

あろうか。例えば、heteroclinic connectionが形成されているモデルでノイズをより大きくしていった場合を考えると、slow-switchingの周期はノイズの対数スケールに比例して短くなっていく。ある程度ノイズが大きくなると、2つclusterは混ざり合いひと山の分布を作るが、order parameterに注目するとslow-switchingの周期で集団状態が遷移していることが確認できる。集団運動の遷移の周期が、各振動子の固有周期のtime-scaleと同程度になったとき、この2つのtime-scaleが非線形結合を起こし、複雑な運動を起こすと期待される。これについては、系の規模を十分大きくした場合確率的な記述が可能かも知れない。これは、ノイズではなく系の同一性を乱した場合でも同じである。まだこのように大きく乱した系は追跡していないが、興味深い課題である。

ロバスト性に関連して、試してみたいideaがある。それは、(3.4)式で外部からの入力を定数としたが、これをサインカーブのような波にすることである。 V_0 を興奮領域のまま分布を持たせても、この入力に同期して振動するようになるであろう。つまり、ネットワークにペースメーカーを入れ、その効果で振動子の同一性を作らせる。そのような状況でslow-switchingが起これば、各振動子の同一性を気にする必要がなくなり、robust性はより現実味を帯びるであろう。

本研究を通して空間構造を考えず、時間的な構造を追いかけた。しかし、神経細胞のネットワークでは、必ず空間構造が重要な役割を果たしているであろう。ナメクジの嗅覚系や粘菌などは空間的に情報を伝達していることが知られており、結合振動子系による記述の試みが多くある [33]。slow-switching現象が空間構造の形成にも影響を与えるのか、これも非常に興味深い今後の課題である。

謝辞

本論文を書けたことを、蔵本由紀教授にとっても感謝しています。蔵本教授には私の指導教官としてというよりは一人の研究者として、大きな影響を受けました。教授の築いた理論体系が大きな道標となり、私の疑問、興味、考察を形にすることができたと思っています。篠本助教授には特に文献でお世話になりました。助教授のように生物を正しく見ようとする姿勢は、研究室に大きな影響を与えていると感じます。水口さん、田中さんを始め、計算機の管理に携わっている方々には本当に感謝の気持ちで一杯です。茶碗屋さん、青柳さん、中尾さんなどOBの方々には有益な助言を多くいただきました。また、楽しく学校へ来られたのも、辛抱強く机に向かうことができたのも、同室の酒井さん、三代さん、柳瀬さん、同期の寺前さん、橋田さんら物性理論の同僚と、研究室の放任、そして京大のグラウンドのおかげです。また、酒井さんには本論文で欠かすことのできない神経生物学の文献と情報を多くいただきました。

ここにお礼を申し上げます。

2000年2月1日

付録A 結合の delay と位相モデルの対応

結合振動子系で結合に delay を考えたとき、位相モデルにどのように取り込まれるかを説明する。

全てが同一な性質を持つ結合振動子系を次のように記述する。

$$\frac{d}{dt}\mathbf{X}_i(t) = \mathbf{F}(\mathbf{X}_i(t)) + K \sum_{j=1}^N \mathbf{G}(\mathbf{X}_i, \mathbf{X}_j), \quad (\text{A.1})$$

\mathbf{X} 、 \mathbf{F} 、 \mathbf{G} は m 次元実ベクトルで、 K は正の定数である。ここで、 \mathbf{G} に結合の delay

$$\mathbf{G} = \mathbf{G}(\mathbf{X}_i(t), \mathbf{X}_j(t - s_{ij})), \quad (\text{A.2})$$

を考えよう。結合が十分弱いとき (A.1)、(A.2) 式は位相モデル

$$\frac{d}{dt}\psi_i(t) = \omega + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma(\psi_i(t) - \psi_j(t - s_{ij})), \quad (\text{A.3})$$

へと縮約され、さらに結合の最低次で

$$\frac{d}{dt}\psi_i(t) = \omega + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma(\psi_i(t) - \psi_j(t) + \omega s_{ij}). \quad (\text{A.4})$$

に近似される。つまり delay によって ωs_{ij} だけ結合関数は負の方向へスライドする。さらに全ての delay が一様なときは

$$\frac{d}{dt}\mathbf{X}_i(t) = \mathbf{F}(\mathbf{X}_i(t)) + K \sum_{j=1}^N \mathbf{G}(\mathbf{X}_i(t), \mathbf{X}_j(t - s)), \quad (\text{A.5})$$

となり、これは

$$\frac{d}{dt}\psi_i(t) = \omega + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \Gamma(\psi_i(t) - \psi_j(t) + \omega s). \quad (\text{A.6})$$

と縮約される。(A.5) 式も (2.19) と同様な対称性

$$\left. \frac{d}{dt} \{\mathbf{X}_i(t) - \mathbf{X}_j(t)\} \right|_{\mathbf{X}_i(t)=\mathbf{X}_j(t)} = 0 \quad \text{for all } i, j \quad (\text{A.7})$$

を持っている。

付録B ベクトル場における heteroclinic connection

2.4 節では位相モデル、つまりスカラー場で heteroclinic connection の存在を明らかにしたが、これはベクトル場でも同様に議論できる。どのような結合振動子系を考えてもよいが、全ての振動子は同一の運動方程式に従っている、つまり (A.7) 式の対称性を持っていることを要請する。ここでは、モデル方程式として (A.5) 式を考えよう。delay はあってもなくてもよい。

不安定な周期解として 2-point cluster 解が存在すると仮定する。先行する cluster とついてくる cluster を形成する振動子の数をそれぞれ Np 個、 $N(1-p)$ 個とし、この解を p -state と記述する。ここで「先行」、「ついてくる」というのは、時間的な位置関係を意味する。

p -state について mN 個のリアプノフ指数が得られ、次のように分類できる。 Λ_1 群は先行する cluster 内の 2 つの振動子の距離への摂動に対応し、 m 個の指数がそれぞれ $m(Np-1)$ 重に縮退している。 Λ_2 群はついてくる cluster 内の 2 つの振動子の距離への摂動に対応し、 m 個の指数がそれぞれ $m(N(1-p)-1)$ 重に縮退している。2 つの point cluster 間の距離への摂動に対応し、 $2m$ 個の指数が得られるが、このうち 1 つは解の周期性に対応し 0 である。この 0 指数を Λ_0 、のこり $2m-1$ 個の指数を Λ_3 群と分類する。 p -state の各指数群の中の最大値を特に $\Lambda_i^{\max}(p)$ ($i = 1, 2, 3$) と記述する。

さらに、2 つの cluster の相対位置が逆転している不安定解が存在することを仮定し、この解を $(1-p)$ -state と呼ぼう。 p -state と $(1-p)$ -state の間に heteroclinic connection が存在するのは次のときである。

(a'') $\Lambda_2^{\max}(p)$, $\Lambda_3^{\max}(p)$ が共に負である

(b'') $\Lambda_2^{\max}(1-p)$, $\Lambda_3^{\max}(1-p)$ が共に負である

これらは 2.4 節の (a') と (b') に対応し、あとは全く同様の議論となる。

次の 2 変数結合振動子系

$$\frac{d}{dt}x_i(t) = 3x_i^2 - x_i^3 + y_i + 1 + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N x_j, \quad (\text{B.1})$$

$$\frac{d}{dt}y_i(t) = 1 - 5x_i^2 - y_i \quad (i = 1, 2, \dots, N), \quad (\text{B.2})$$

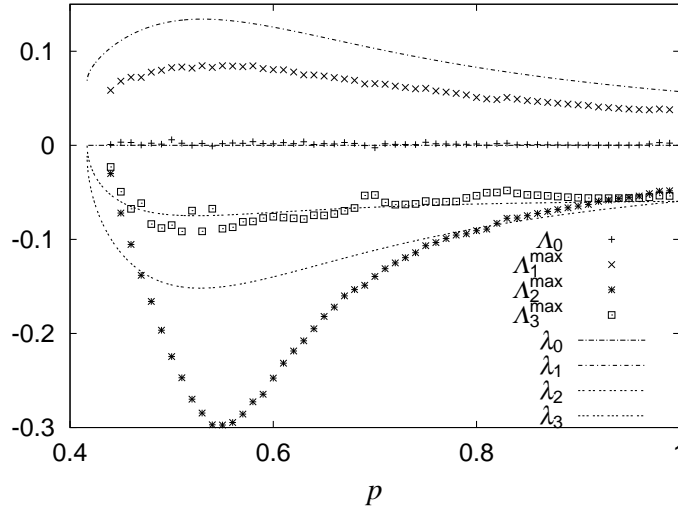


図 B.1: リアプノフ指数と位相縮約によって得られた固有値。heteroclinic connection の条件を満たしていることが確認できる。

を用いてリアプノフ指数を計算し、さらに位相ダイナミクスとの関係について確認しよう。このモデルは緩和振動子である Hindmarsh-Rose 方程式 [32] に、相互作用として x_i の運動方程式に x の平均を加えたものである。 K が小さいとき、安定な heteroclinic connection が形成されることが確認できる。ここでは $K = 0.2$ として数値的な計算をする。

初期条件として振動子の座標に 2 点のみを与えることにより、系は周期解である 2-point cluster state に収束する。このモデルの場合、 $p > 0.42$ の解が得られる。収束した状態に揺らぎを与えて、上述のリアプノフ指数群を得ることができ図 B.1 の通りとなる。図中の線はこのモデルを位相縮約し、数値的に得られた結合関数 Γ を用い (2.9)-(2.11) を計算したものである。 Γ は図 B.2 の通りである。結合が十分弱いときは λ_i と Λ_i^{\max} は一致することが確認できる。 heteroclinic connection の条件は位相縮約に得られた Γ によって定性的に説明されていることがわかる。特に $K \rightarrow 0$ の極限では位相モデルで完全に説明される。

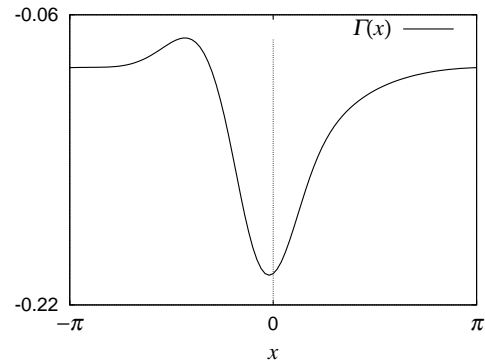


図 B.2: 結合関数。このモデルでも結合関数が減少する領域が $-\pi < x < 0$ に閉じ込められていることが確認できる。

関連文献

- [1] J. Buck. Synchronous rhythmic flashing in fireflies. 2. *Q. Rev. Biol.*, Vol. 63, p. 265, 1988.
- [2] B. Ermentrout. An adaptive model for synchrony in the firefly *pteroptyx malaccae*. *J. Math. Biol.*, Vol. 15, p. 339, 1982.
- [3] 森肇, 蔵本由紀. 散逸構造とカオス. 岩波書店, 1994.
- [4] 蔵本由紀ほか. 数理科学. サイエンス社, 6 1997.
- [5] T. Kaneko and N. Mizuno. *Neuro Report*, Vol. 7, p. 2331, 1996.
- [6] 本間研一, 本間さと, 広重力. 生体リズムの研究. 北海道図書刊行会, 1989.
- [7] N. Wiener. *Nonlinear Problems in Random Theory*. MIT Press, Cambridge, MA, 1958.
- [8] S. H. Strogatz. Norbert wiener's brain waves. In S. Levin, editor, *Lecture Notes in Biomathematics*, Vol. 10. Springer, New York, 1994.
- [9] A. T. Winfree. *J. Theor. Biol.*, Vol. 16, p. 15, 1967.
- [10] A. T. Winfree. *The Geometry of Biological Time*. Springer, New York, 1984.
- [11] Y. Kuramoto. International symposium on mathematical problems in theoretical physics. In H. Araki, editor, *Lecture Notes Phys.* Springer, N.Y., 1975.
- [12] 蔵本由紀ほか. パターン形成. 朝倉書店, 1991.
- [13] D. Hansel, G. Mato, and C. Meunier. *Phys. Rev. E*, Vol. 48, p. 347, 1993.
- [14] Y. Kuramoto. *Chemical Oscillation, Waves, and Turbulence*. Springer, New York, 1984.
- [15] 蔵本由紀. 動的縮約の構造. 物性研究, Vol. 49, p. 299, 1987.

- [16] K. Okuda. *Physica D*, Vol. 63, p. 424, 1993.
- [17] I. Segev, J. W. Fleshman, and R. E. Burke. Compartmental models of complex neurons. In C. Koch and I. Segev, editors, *Method in Neuronal Modeling*, chapter 3. MIT Press, Cambridge, 1989.
- [18] J. Nichollis, A. martin, and B. wallace. *From Neuron to Brain*. Sinauer Associates, 3 edition, 1992.
- [19] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley. *Journal of Physiology*, Vol. 117, p. 500, 1952.
- [20] 臼井支朗 (編) . 脳・神経システムの数理モデル. 共立出版, 1997.
- [21] 小林春雄, 熊倉鴻之助, 畠中寛. 神経情報生物学入門. オーム社, 1990.
- [22] A. Peter. Synaptic specificity in the cerebral cortex. In G. Edelman, W. Gall, and W. Cowan, editors, *Synaptic function*. Wiley, New York, 1987.
- [23] V. Braitenberg and A. Schz. *Statistics and geometry*. Springer, Berlin, 1991.
- [24] Y. Kuramoto. *Physica D*, Vol. 50, p. 15, 1991.
- [25] C. M. Gray, et al. *Nature*, Vol. 338, p. 334, 1989.
- [26] J. Guckenheimer and P. Holmes. *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*. Springer-Verlag, 1983.
- [27] C. Morris and H. Lecar. *Biophys. J.*, Vol. 35, p. 193, 1981.
- [28] J. Rinzel and B. Ermentrout. Analysis of neural excitability and oscillations. In C. Koch and I. Segev, editors, *Method in Neuronal Modeling*, chapter 5. MIT Press, Cambridge, 1989.
- [29] S. K. Han, C. Kurrer, and Y. Kuramoto. *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 75, p. 3190, 1995.
- [30] R. FitzHugh. *Biophys. J.*, Vol. 1, p. 445, 1961.
- [31] S. Nagumo, S. Arimoto, and S. Yoshizawa. *Proc. IRE*, Vol. 50, p. 2061, 1962.
- [32] J. L. Hindmarsh and R. M. Rose. *Proc. R. Soc. London B*, Vol. 221, p. 87, 1984.
- [33] 渡辺健. 振動媒質における位相波の透過性, 1995. 修士論文.