非線形モデルの刺激応答特性 ——神経モデル、生物振動子を例として——

Response Characteristics of Nonlinear Models to External Stimuli:
Neuron Models and Biological Oscillators as an Example

土居伸二 Shinji DOI

アブストラクト 1960 年頃から 1980 年代にかけて、様々な生命現象に多くの注目が集まり、非線形数理モデルを用いて盛んに研究がなされた。本稿では、カianiello の神経モデルや南雲・佐藤モデルなどの単純神経モデルや生物振動子のモデルを例として、異なる文脈で生じたモデルに、一次元離散力学系（一次元写像）で表現される共通のダイナミクスが関わっていることを示す。特に、区分線形写像が生成する非線形力学系を詳細に説明し、極めて複雑な非線形現象が、実に単純なダイナミクスによって生み出されていることを示す。

キーワード カianiello の神経モデル、南雲・佐藤モデル、平均興奮率、カントール関数、悪魔の階段、積分発火ニューロンモデル、RIC、ポアンカレ振動子、同期現象

Abstract From around 1960 to the 1980's, various biological phenomena attracted much attention and were intensively studied using nonlinear mathematical models. Using several simplified neuron models, such as the Caianiello neuron and Nagumo–Sato models, and a model of a biological oscillator, as examples, we show that a common dynamics expressed by a one-dimensional discrete dynamical system (one-dimensional mapping) underlies such models arising in different biological contexts. In particular, exploration of the nonlinear dynamics of a piecewise linear mapping in detail shows that very complicated nonlinear phenomena can be generated by very simple nonlinear dynamics.

Key words Caianiello neuron model, Nagumo–Sato model, Mean firing rate, Cantor function, Devil's staircase, Integrate-and-fire neuron model, Radial isochron clock, Poincaré oscillator, Phase locking

1. はじめに

1960 年頃のバイオニクス・バイオサイバネティクス⁽¹⁾ブーム^(注1)の時代から 1980 年代にかけて、神経細胞の入出力特性や生物リズム（サーカディアンリズム）の同調問題など、様々な生命現象が非線形数理モデルを用いて盛んに研究された。本稿では、神経や生物振動子の単純モデルを幾つか紹介し、異なる文脈で生じたこれらのモデルに一次元離散力学系（一次元写像）で表現される共通の特徴的な非線形ダイナミクスが関わっていることを示す。これらのダイナミクスは、フラクタルの代表例の一つである悪魔の階段（Devil's staircase）など、興味深い非線形現象を生み出す。一次元の区分線形写像から成る離散力学系について特に詳しく説明し、この複雑な非線形現象が写像の自己相似性という極めて単純な性質によって作られていることを示す。本稿は、比較的古い時期（30 年ほど前）までの研究を中心にまとめているものではあるが^(注2)、Mixed Mode Oscillation (MMO)^{(2), (3)} など、近年注目を集めている非線形現象にも通

じるものである。

2. 最も単純な神経細胞入出力特性モデル

本章では、半世紀ほど前に盛んに研究された、神経モデルの刺激応答特性・ニューラルコーディング⁽⁴⁾に関する研究を紹介する。ここで紹介する数理モデルは極めて単純な数式で表現されるものばかりであるが、この時代には既にホジキン・ハクスリー（Hodgkin–Huxley, 以下では HH）方程式⁽⁵⁾など、神経興奮を定量的に表現する詳細な数理モデルが存在していたことを指摘しておきたい。つまり、あえて単純な数理モデルを用いることで、神経興奮（活動電位生成）の詳細なダイナミクスよりも、むしろ神経細胞（ニューロン）が入力信号をどのような出力信号に変換するかといったニューロンの情報変換特性に注目していたのである。

2.1 カianiello・南雲・佐藤の神経モデル

カianiello の神経方程式⁽⁶⁾に基づいて、南雲と佐藤によって提案された神経モデルは以下のように記述される^{(7), (8)}:

(注1): この時代を第 1 次 AI（人工知能）ブームと呼ぶ人もいるが、筆者は少し違った印象を持っている。

(注2): 特に 1990 年代後半以降の研究については、言及が全く不十分である。適宜、本稿の参考文献を引用している文献等を検索して頂きたい。

土居伸二 正員 京都大学大学院工学研究科電気工学専攻
E-mail doi@kuee.kyoto-u.ac.jp
Shinji DOI, Member (Graduate School of Engineering, Kyoto University, Kyoto-shi, 615-8510 Japan).
電子情報通信学会 基礎・境界サイエティ
Fundamentals Review Vol.13 No.3 pp.187–196 2020 年 1 月
©電子情報通信学会 2020

$$x_{n+1} = \mathbf{1} \left[S(n) - \alpha \sum_{k=0}^n b^{-k} x_{n-k} - \theta \right] \quad (1)$$

ここで、 $\mathbf{1}[x] = 1 (x \geq 0), = 0 (x < 0)$ である。離散時刻 n における神経細胞の状態 x_n は 1 か 0 の値を取り、それぞれ神経細胞の興奮（発火）と非興奮（非発火）を表している。 $S(n)$ は神経細胞への入力項であり、 θ は興奮が生じるためのしきい値である。右辺の総和項は、過去の興奮 $\{x_{n-k}\}$ に依存する、いわゆる不応性を表している。もし、神経細胞が過去に興奮 ($x_{n-k} = 1$) していれば、この総和項が負になり、次の時刻 $n+1$ で興奮するためには、入力 $S(n)$ がより大きな値を取る必要がある。パラメータ $b (> 1)$ は、過去の状態 $\{x_{n-k}\}$ の記憶（影響）が失われていく減衰率を表す。単位ステップ関数 $\mathbf{1}[x]$ は神経興奮のしきい値性を表現している。このように、カリアニエロの神経方程式に基づいた南雲・佐藤の神経モデル (1) は、神経細胞のしきい値性と不応性という二つの性質だけを抽象した数理モデルとなっている。

例えば、式 (1) で $S(n) \equiv 2$ （各時刻 n ごとに一定値 2 の入力が増えられる）、 $\alpha = 1, b = 2, \theta = 1$ とし、 $x_0 = 0$ ならば、

$$x_1 = \mathbf{1}[2 - 0 - 1] = 1,$$

$$x_2 = \mathbf{1}[2 - (1 + 0) - 1] = 1,$$

$$x_3 = \mathbf{1}[2 - (1 + 2^{-1} + 0) - 1] = 0,$$

$$x_4 = \mathbf{1}[2 - (0 + 2^{-1} + 2^{-2} + 0) - 1] = 1, \dots$$

となり、十分大きな k に対しては、

$$x_{2k-1} = \mathbf{1}[2 - (1 + 0 + 2^{-2} + 0 + 2^{-4} + 0 + \dots) - 1]$$

$$\approx \mathbf{1} \left[2 - \sum_{k=0}^{\infty} 2^{-2k} - 1 \right] = \mathbf{1} \left[-\frac{1}{3} \right] = 0,$$

$$x_{2k} = \mathbf{1}[2 - (0 + 2^{-1} + 0 + 2^{-3} + 0 + 2^{-5} + \dots) - 1]$$

$$\approx \mathbf{1} \left[2 - \sum_{k=0}^{\infty} 2^{-(2k+1)} - 1 \right] = \mathbf{1} \left[\frac{1}{3} \right] = 1$$

を繰り返す（2 回の入力に対して 1 回興奮する）と考えられる。このような周期的応答を「10」と記号的に表現することにする。

入力を $S(n) \equiv 10/7$ と減少させると十分大きな k に対しては、

$$x_{3k-1} \approx \mathbf{1} \left[\frac{10}{7} - \sum_{k=0}^{\infty} 2^{-3k} - 1 \right] = \mathbf{1} \left[-\frac{5}{7} \right] = 0$$

$$x_{3k} \approx \mathbf{1} \left[\frac{10}{7} - \sum_{k=0}^{\infty} 2^{-(3k+1)} - 1 \right] = \mathbf{1} \left[-\frac{1}{7} \right] = 0$$

$$x_{3k+1} \approx \mathbf{1} \left[\frac{10}{7} - \sum_{k=0}^{\infty} 2^{-(3k+2)} - 1 \right] = \mathbf{1} \left[\frac{1}{7} \right] = 1$$

を繰り返す（3 回の入力に対して 1 回興奮する）。この周期的応答を記号的に表せば $100 (= 10^2) = 0^21 = 010$ となる。ここでは、簡単な応答の例として 10 や 10^2 を見た。実際には、後で示すように、 $1^m 0$ や 10^m 、 $1^m 0$ と $1^{m+1} 0$ の組合せの $(1^m 0)^p (1^{m+1} 0)$ や $(1^m 0)(1^{m+1} 0)^p$ 等々、極めて複雑な応答パターンが出現する。これらの応答は、神経細胞のしきい値性（興奮性）と不応性（過去に興奮していると興奮しにくくなる性質）という二つの単純な性質によって生み出されているのである。

図 1 南雲・佐藤モデルの平均興奮率 γ ：悪魔の階段

この複雑な応答特性をグラフで見るために、平均興奮率（mean firing rate） γ を以下のように定義する：

$$\gamma := \frac{\text{出力の数（興奮した回数）}}{\text{入力の数}} \quad (2)$$

例えば、 $1^m 0$ や 10^m の応答に対する平均興奮率は、それぞれ $m/(m+1)$ と $1/(m+1)$ となる。図 1 は、南雲・佐藤モデル (1) において入力を一定値 $S(n) \equiv A$ として、その平均興奮率 γ をパラメータ a の関数として示したものである。ただし、 a は以下のように定義される：

$$a := \frac{1}{\alpha} (A - \theta) \left(1 - \frac{1}{b} \right). \quad (3)$$

図 1(a) から分かるように、 γ は a に対して階段状に増加している。(b) は (a) の一部分の拡大図である。(a) の階段の間にも、また階段があることが分かる。実際、平均興奮率 γ のグラフは、 a の関数として傾きがほとんど至るところ 0 で、単調増加する連続関数である。つまり、カントール関数のようなものになっている。この奇妙な応答特性は、L.D. Harmon によって神経細胞のトランジスタ回路モデルの実験⁽⁹⁾ において見いだされており、南雲・佐藤モデル^{(7),(8)} は、この実験結果を説明するために提案されたものである。

2.2 南雲・佐藤の一次元写像

南雲と佐藤^{(7),(8)} は、一次元非線形差分方程式 (1) の振舞いを詳しく調べるために、この差分方程式を一次元離散（時間）力学系に帰着した。入力が一定値 ($S(n) \equiv A$) のとき、 x_n から y_n への変数変換

$$y_n = (A - \theta)/\alpha - \sum_{k=0}^n b^{-k} x_{n-k} \quad (4)$$

を行うと、式 (1) は一次元離散力学系

$$y_{n+1} = p(y_n) := y_n/b - \mathbf{1}[y_n] + a, \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (5)$$

に帰着される。ただし、 a は式 (3) で定義される。以下では、このような一次元の離散力学系を、写像の反復による力学系であるので一次元写像力学系、若しくは単に一次元写像などと呼ぶが、全て同義である。図 2 は、写像 $p(y)$ のグラフの例を示しており、傾き $1/b$ の線分から成る区分線形写像である。

変数 y_n の定義から分かるように、写像 $p(y)$ の右の枝 ($y_n \geq 0$) と左の枝 ($y_n < 0$) は、それぞれ神経細胞の興奮と非興奮に対応する。図 2 には、初期値を $y_0 = -1$ として、一次元離散力学系 (5) の解軌道 $\{y_n\}$ も描かれており、（離散）時間 n の経過と

図2 一次元離散力学系 (5) の解軌道例 ($a = 0.7, b = 2$).

ともに周期軌道 $\{y_1^*, y_2^*, y_3^*, y_4^*, y_5^*, y_1^*, y_2^*, \dots\}$ に漸近している. この周期軌道は, 興奮パターン 10101 に対応することが分かる. したがって, 平均興奮率は $3/5$ となる.

南雲・佐藤モデルやその拡張については, Farey 列との関連を含めて解の数論的性質など, 数多くの研究がなされているが, それらについての説明は省略する. 詳細は文献 (7), (8), (10) ~ (15) を参照されたい. 特に, 畑による解説書⁽¹⁵⁾は, 周期的応答のみならず, 「カオス的」応答も含めて, 南雲・佐藤モデル (の拡張) が持つ深い数学的内容に関する記述が詳しい.

2.3 区分線形写像のダイナミクス

以下の区分線形写像 (一次元離散力学系) を考える:

$$x_{n+1} = T(x_n) := \begin{cases} T_1(x_n) := \lambda_1 x_n + a & \text{if } x_n < 0, \\ T_2(x_n) := \lambda_2 x_n - b & \text{if } x_n > 0, \end{cases} \quad (6)$$

$$a, b > 0, \Delta_1 := a/b \quad (n = 0, 1, 2, \dots).$$

この写像は, 南雲・佐藤モデル (5) の一般化になっているだけでなく, 後に説明する生物モデルのダイナミクスに深く関わるものである. やや詳しく説明を行う. このような区分線形写像については, 1960 年頃, N.N. Leonov によって詳しく調べられた^{(16)~(18)}が, 本節では, それらの結果をまとめた C. Mira による文献 (19) の第 2 章 2.5 節^(注3)を参考にして説明を行う. なお, 以下では一次元離散力学系 (6) の周期解のみを扱うが, 上で述べたように, この力学系は例外的パラメータ集合に対して「カオス的」解を持つ. これらの数学的詳細については文献 (12), (15), (21) を参照されたい.

区分線形写像 (6) は, その表現が単純であるにもかかわらず, $\lambda_i \geq 0$ や $|\lambda_i| \geq 1$ に応じて, 実に多彩なダイナミクスが現れるが, 以下では, $1 > \lambda_i > 0$ ($i = 1, 2$) の場合のみについて考える. 他の場合については, 文献 (16) ~ (18) を参照されたい. なお, 関数 (6) の不連続点 $x = 0$ は, T_1, T_2 どちらの定義域にも含まれず, 関数値が定義されていないことに注意する.

写像 $T(x)$ では, $x < 0$ のとき $T_1(x)$ が用いられ, $x > 0$ のとき $T_2(x)$ が用いられるが, 以下では, この x の定義域を省略

図3 差分方程式 (6) の解軌道例 ($\lambda_1 = \lambda_2 = 1/2$, (a) $a = 8, b = 1$, (b) $a = 4, b = 1$, (c) $a = 0.1, b = 1$).

して記述することとする. つまり, 単に $T_2(T_2(T_1(x)))$ と書けば, $x < 0, T_1(x) > 0, T_2(T_1(x)) > 0$ であることも仮定しているものとする. 更に, これを $T_2^2 T_1$ のように書く. 図 3 に, 区分線形写像 (6) の解軌道例を示した. 太い黒の直線が写像のグラフであり, 細い直線が解軌道の例を示している. (a) の解軌道は, 写像を 4 回適用した後に元の点に戻ってくる周期解である. また, 写像のグラフで左の枝を 1 回, 右の枝を 3 回通過している. この解軌道を, 写像の記号を用いて「 $T_2^3 T_1$ のパターンを持つ周期解」のように呼ぶことにする.

以下では, 写像 $T(x)$ が持つ性質をいくつか紹介するが, まずは, このダイナミクスの直感的説明を行う. 図 3 の解軌道例を見れば分かるように, 左の枝に比べて相対的に右の枝が図の対角線 (破線) に近づくと (a/b の値が大きくなると) 解軌道が右の枝を通る回数が増加し, 逆に a/b の値が小さくなると左の枝を通る回数が増加することが予想される.

2.3.1 写像 $T_2^p T_1^q$ ($p > 1, q > 1$) は不動点を持たない

写像 $T_2^p T_1^q(x)$ の不動点は, 式 (6) では「 $T_2^p T_1^q$ のパターンを持つ」 $p + q$ 周期解に対応する. つまり, 差分方程式 (6) において, 左の枝を複数回通過し, 同時に右の枝も複数回通過するような (周期) 解が存在しないことを示す.

解軌道が左の枝を複数回通過するためには $T_1(-b) < 0$ が必要であり, 右の枝を複数回通過するためには $T_2(a) > 0$ が必要なので (図 4), そうすると

$$-\lambda_1 b + a < 0, \quad \lambda_2 a - b > 0,$$

$$\lambda_1 > a/b = \Delta_1, \quad \lambda_2 > b/a = 1/\Delta_1, \quad \therefore \lambda_1 \lambda_2 > 1$$

となるが, これは仮定に反する.

2.3.2 写像 $T_2^m T_1, T_2 T_1^m$ ($m \geq 1$) が不動点を持つ範囲

まず, 写像 $T_2^m T_1$ ($m \geq 1$) が不動点を持つパラメータ範囲を考える.

(注3): この文献でそのような説明がなされていることは, 筆者が若い頃に徳島大学名誉教授・元副学長の (C. Mira の友人でもある) 川上博先生から教えて頂いたものである. ここに記して謝意を表したい. なお, Leonov や Mira の結果については, 余り知られていなかったらしく, 近年, 「再発見」されて注目を集めている⁽²⁰⁾.

図4 差分方程式 (6) の説明図 ($\lambda_1 = \lambda_2 = 1/2$, (a) $a = 1, b = 3$, (b) $a = 3, b = 1$)

$$\begin{aligned} T_2 T_1(x) &= \lambda_2(\lambda_1 x + a) - b = \lambda_1 \lambda_2 x + \lambda_2 a - b, \\ T_2^2 T_1(x) &= \lambda_1 \lambda_2^2 x + \lambda_2^2 a - \lambda_2 b - b, \\ T_2^m T_1(x) &= \lambda_1 \lambda_2^m x + \lambda_2^m a - b(1 - \lambda_2^m)/(1 - \lambda_2) \quad (7) \end{aligned}$$

から, $T_2^m T_1(x)$ の不動点を $\bar{x}$ とすると

$$\bar{x} = \frac{\lambda_2^m a - b(1 - \lambda_2^m)/(1 - \lambda_2)}{1 - \lambda_1 \lambda_2^m} \quad (8)$$

となり, $-b < \bar{x} < 0$ であれば, このような不動点が存在する. この条件を計算してみると, 以下のようになる:

$$\lambda_1 + \frac{1 - \lambda_2^{m-1}}{\lambda_2^{m-1}(1 - \lambda_2)} < \frac{a}{b} (= \Delta_1) < \frac{1 - \lambda_2^m}{\lambda_2^m(1 - \lambda_2)}. \quad (9)$$

なお, この (Δ_1 に関する) パラメータ区間の長さは $1/\lambda_2^m - \lambda_1$ であり, $m \rightarrow \infty$ につれて増大することが分かる.

結論として, パラメータ Δ_1 が式 (9) の範囲内にあるとき, $T_2^m T_1(x)$ は不動点を持つ. (式 (6) は $m+1$ 周期解を持つ.) 例として, $\lambda_1 = \lambda_2 = 1/2$ のとき, $T_2 T_1(x)$, $T_2^2 T_1(x)$, $T_2^3 T_1(x)$ が不動点を持つような Δ_1 の範囲を (後のページの) 図 7(a) に示してある. 赤い太線で示した区間が $T_2 T_1(x)$ が不動点を持つような Δ_1 の範囲であり, その右側に黒い太線で示したのが, 順に $T_2^2 T_1(x)$ と $T_2^3 T_1(x)$ が不動点を持つ範囲である. $T_2^m T_1(x)$ の m が増加するにつれて, Δ_1 のパラメータ範囲が広がっていることが分かる. なお, これらの区間同士は連続しておらず, それらの間には隙間があることに注意されたい.

同様にして,

$$\begin{aligned} T_2 T_1(x) &= \lambda_2(\lambda_1 x + a) - b = \lambda_1 \lambda_2 x + \lambda_2 a - b, \\ T_2 T_1^2(x) &= \lambda_1^2 \lambda_2 x + \lambda_1 \lambda_2 a + \lambda_2 a - b, \\ T_2 T_1^m(x) &= \lambda_1^m \lambda_2 x + \lambda_2 a(1 - \lambda_1^m)/(1 - \lambda_1) - b \quad (10) \end{aligned}$$

から, $T_2 T_1^m(x)$ ($m \geq 1$) の不動点 $\bar{x}$ は

$$\bar{x} = \frac{\lambda_2 a(1 - \lambda_1^m)/(1 - \lambda_1) - b}{1 - \lambda_1^m \lambda_2} \quad (11)$$

となり,

$$\lambda_2 + \frac{1 - \lambda_1^{m-1}}{\lambda_1^{m-1}(1 - \lambda_1)} < \frac{1}{\Delta_1} < \frac{1 - \lambda_1^m}{\lambda_1^m(1 - \lambda_1)} \quad (12)$$

のとき, 写像 $T_2 T_1^m$ ($m \geq 1$) が不動点を持つことが分かる. ($1/\Delta_1$ に関する区間になっていることに注意されたい.)

この区間の例も図 7(a) に (太い青線で) 示した. $T_2^m T_1$ の不動点とは異なり, 赤い太線で示した $T_2 T_1$ の区間の左側に, $T_2 T_1^2$, $T_2 T_1^3$, $T_2 T_1^4$, $T_2 T_1^5$ の不動点存在区間が, しかも

図5 パターン $(T_2^2 T_1)(T_2 T_1)$ の周期軌道例 ($a = 2.3, b = 1.0, \lambda_1 = \lambda_2 = 1/2$)

図6 式 (15) の説明図 ($a = 2.2, b = 1.0, \lambda_1 = \lambda_2 = 1/2$)

区間幅を縮めながら分布している. (式 (12) が $1/\Delta_1$ に関する区間になっていることに起因している.) また, 図 3(c) を見れば容易に想像できるように, a の値が減少 (Δ_1 が減少) すれば, 左の枝 T_1 を通過する回数が増加するからである.

2.3.3 写像 $(T_2^{m+1} T_1)^p (T_2^m T_1)$, $(T_2^{m+1} T_1)(T_2^m T_1)^p$ が不動点を持つ範囲

次に,

$$\frac{1 - \lambda_2^m}{\lambda_2^m(1 - \lambda_2)} < \Delta_1 < \lambda_1 + \frac{1 - \lambda_2^m}{\lambda_2^m(1 - \lambda_2)}, \quad m = 1, 2, \dots \quad (13)$$

の場合を考える. 式 (9) から分かるように, このパラメータ範囲は, $T_2^m T_1$ のパターンの周期軌道が現れるパラメータ区間と $T_2^{m+1} T_1$ のパターンの周期軌道が現れるパラメータ区間に挟まれた範囲である. 例えば, $\lambda_1 = \lambda_2 = 1/2$ で $m = 1$ の場合には, 式 (13) は $2 < \Delta_1 < 5/2$ となり, 図 7(a) では, 赤で示した $T_2 T_1$ と黒で示した $T_2^2 T_1$ の区間の間にある空白の部分に対応する. この範囲では, $T_2 T_1$ と $T_2^2 T_1$ を組み合わせた $(T_2^2 T_1)^p (T_2 T_1)$ や $(T_2^2 T_1)(T_2 T_1)^p$ のパターンの周期解が現れることになる. 例えば, Δ_1 の値をこの範囲内の 2.3 ($a = 2.3, b = 1$) に設定した場合の周期軌道を図 5 に示した. パターン $(T_2^2 T_1)(T_2 T_1)$ を持つ周期軌道になっていることが分かる.

複雑なパターンの周期解の存在範囲を調べるために

$$\Pi_1(x) := T_2^m T_1(x) \quad (14)$$

とし, 式 (7) を用いて $\Pi_1(x^*) = 0$ となる x^* を求めると

$$x^* = -\frac{a}{\lambda_1} + \frac{b(1 - \lambda_2^m)}{\lambda_1 \lambda_2^m(1 - \lambda_2)}$$

となるので, $\Pi_1(x)$ は区間 $[-b, 0)$ 上で

$$\Pi_1(x) = \begin{cases} \lambda_1 \lambda_2^m x + \lambda_2^m a - \frac{b(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} & \text{if } -b \leq x < x^*, \\ \lambda_1 \lambda_2^{m+1} x + \lambda_2^{m+1} a - \frac{b(1-\lambda_2^{m+1})}{1-\lambda_2} & \text{if } x^* < x < 0 \end{cases} \quad (15)$$

となる．(図 6 に $m=1$ の場合の例を示したが， x^* の左側から出発した軌道は右の枝を 1 回だけ通過するのに対して， x^* の右側から出発した軌道は右の枝を 2 回通過する．)

関数のグラフ $y = \Pi_1(x)$ において， (x^*, x^*) が座標原点になるように平行移動を行うと，この関数は， $x < 0$ のとき，

$$\begin{aligned} \Pi_1(x) &= \lambda_1 \lambda_2^m \left(x - \frac{a}{\lambda_1} + \frac{b(1-\lambda_2^m)}{\lambda_1 \lambda_2^m (1-\lambda_2)} \right) \\ &\quad + \lambda_2^m a - \frac{b(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} + \frac{a}{\lambda_1} - \frac{b(1-\lambda_2^m)}{\lambda_1 \lambda_2^m (1-\lambda_2)} \\ &= \lambda_1 \lambda_2^m x + \frac{1}{\lambda_1 \lambda_2^m} \left(\lambda_2^m a - \frac{b(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} \right) \end{aligned}$$

となり， $x > 0$ のとき，

$$\begin{aligned} \Pi_1(x) &= \lambda_1 \lambda_2^{m+1} \left(x - \frac{a}{\lambda_1} + \frac{b(1-\lambda_2^m)}{\lambda_1 \lambda_2^m (1-\lambda_2)} \right) \\ &\quad + \lambda_2^{m+1} a - \frac{b(1-\lambda_2^{m+1})}{1-\lambda_2} + \frac{a}{\lambda_1} - \frac{b(1-\lambda_2^m)}{\lambda_1 \lambda_2^m (1-\lambda_2)} \\ &= \lambda_1 \lambda_2^{m+1} x - b - \frac{1}{\lambda_1 \lambda_2^m} \left(-\lambda_2^m a + \frac{b(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} \right) \end{aligned}$$

となる．したがって，

$$\begin{aligned} \Pi_1(x) &= \begin{cases} \lambda_1^{(1)} x + a^{(1)} & \text{if } x < 0, \\ \lambda_2^{(1)} x - b^{(1)} & \text{if } x > 0, \end{cases} \quad (16) \\ \lambda_1^{(1)} &:= \lambda_1 \lambda_2^m, \quad \lambda_2^{(1)} := \lambda_1 \lambda_2^{m+1}, \\ a^{(1)} &:= \frac{1}{\lambda_1 \lambda_2^m} \left(\lambda_2^m a - \frac{b(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} \right), \\ b^{(1)} &:= b + \frac{1}{\lambda_1 \lambda_2^m} \left(-\lambda_2^m a + \frac{b(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} \right) \end{aligned}$$

となり，この写像は式 (6) と同じ形をしていることが分かる．つまり，この写像に対して，**2.3.2** の解析結果を適用すれば，

$$(T_2^{m+1} T_1)^p (T_2^m T_1), \quad (T_2^{m+1} T_1)(T_2^m T_1)^p$$

のパターンの周期軌道の存在範囲を決定できる．つまり，

$$\Delta_2 := a^{(1)} / b^{(1)} \quad (17)$$

と置くと，

$$\lambda_1^{(1)} + \frac{1 - \lambda_2^{(1)p-1}}{\lambda_2^{(1)p-1}(1 - \lambda_2^{(1)})} < \Delta_2 < \frac{1 - \lambda_2^{(1)p}}{\lambda_2^{(1)p}(1 - \lambda_2^{(1)})} \quad (18)$$

のときに， $(T_2^{m+1} T_1)^p (T_2^m T_1)$ が不動点を持ち，

$$\lambda_2^{(1)} + \frac{1 - \lambda_1^{(1)p-1}}{\lambda_1^{(1)p-1}(1 - \lambda_1^{(1)})} < \frac{1}{\Delta_2} < \frac{1 - \lambda_1^{(1)p}}{\lambda_1^{(1)p}(1 - \lambda_1^{(1)})} \quad (19)$$

のときに， $(T_2^{m+1} T_1)(T_2^m T_1)^p$ が不動点を持つ．

また， Δ_1 と Δ_2 の間には，

$$\frac{1}{\Delta_2} = -1 + \lambda_1 \lambda_2^m / \left(\lambda_2^m \Delta_1 - \frac{(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} \right), \quad (20)$$

$$\Delta_1 = \frac{1}{\lambda_2^m} \frac{(1-\lambda_2^m)}{1-\lambda_2} + \lambda_1 \frac{\Delta_2}{1+\Delta_2} \quad (21)$$

の関係があるので，式 (21) を使えば，式 (18)，(19) によって元のパラメータ Δ_1 に関するパラメータ範囲を求めることができる．

なお，**2.3.1** で述べたことから， $(T_2^{m+1} T_1)^p (T_2^m T_1)^q$ ， $p, q > 1$ の不動点は存在しないことに注意する．

2.3.4 写像の持つ自己相似性・階層性が応答の自己相似性・階層性を作る

やや煩雑な式を書き並べてしまったが，結局のところ，式 (6) と式 (16) の間に成立する自己相似性・階層性という単純な性質が区分線形写像 (6) の複雑な周期解構造・応答特性を作っているのである．つまり，写像 $\Pi_1(x)$ に対して同様の解析を行えば，写像 $\Pi_2(x)$ を定義することができ，更に複雑なパターンの不動点（周期解）の存在範囲を決定できて，更に写像 $\Pi_3(x)$ を定義し… という次第である．

以上の結果をまとめたものが図 7 である．既に述べたが，(a) は単純な周期解の存在区間であり，左から順に

$$\dots, T_2 T_1^5, T_2 T_1^4, T_2 T_1^3, T_2 T_1^2, T_2 T_1, T_2^2 T_1, T_2^3 T_1, \dots$$

のパターンの周期解を示している．これらの周期解の存在区間は飛び飛びになっており，区間と区間の隙間には，より複雑なパターンの周期解が存在している．例えば，図 7(a) で $T_2 T_1^3$ と $T_2 T_1^2$ の間隙 $[6.0, 6.5]$ には，同図 (b) に示したような

$$\begin{aligned} &\dots, (T_2^3 T_1)(T_2^2 T_1)^3, (T_2^3 T_1)(T_2^2 T_1)^2, (T_2^3 T_1)(T_2^2 T_1), \\ &(T_2^3 T_1)^2(T_2^2 T_1), (T_2^3 T_1)^3(T_2^2 T_1), \dots \end{aligned}$$

のパターンの周期解が分布している．南雲・佐藤モデルと同様

図 7 パラメータ Δ_1 に関する周期解の存在範囲 ($\lambda_1 = \lambda_2 = 1/2$)

図8 カオスニューロンモデル ($\epsilon = 0.05$, $a = 0.5$, $b = 2$)

に区分線形写像 (6) においても右と左の枝 (T_2 と T_1) をそれぞれ、神経の興奮: 1 と非興奮: 0 に対応させれば、図 7(a) に示した周期解のパターンは、 $\dots, 10^3, 10^2, 10, 1^20, 1^30, \dots$ であり、平均興奮率は

$$\frac{0}{1} < \dots < \frac{1}{4} < \frac{1}{3} < \frac{2}{2} < \frac{3}{3} < \dots < \frac{1}{1}$$

となる。(b) に示した周期解のパターンは、 1^30 と 1^20 の組合せとして、 $\dots, (1^30)(1^20)^3, (1^30)(1^20)^2, (1^30)(1^20), (1^30)^2(1^20), (1^30)^3(1^20), \dots$ であり、平均興奮率は、 $2/3$ と $3/4$ の間の数として

$$\begin{aligned} \frac{2}{3} < \dots < \frac{9}{13} &= \frac{2 \cdot 3 + 3}{3 \cdot 3 + 4} < \frac{7}{10} = \frac{2 \cdot 2 + 3}{3 \cdot 2 + 4} < \frac{5}{7} = \frac{2 + 3}{3 + 4} \\ &< \frac{8}{11} = \frac{2 + 3 \cdot 2}{3 + 4 \cdot 2} < \frac{11}{15} = \frac{2 + 3 \cdot 3}{3 + 4 \cdot 3} < \dots < \frac{3}{4} \end{aligned}$$

となる。これらの結果から、平均興奮率を Δ_1 の関数として表せば、前述したようにカントール関数的になることが予想される。また、これら平均興奮率の分母が周期解の周期に対応するので、この結果を周期に関して言い換えれば、周期 3 と周期 4 の間には、周期 $3 + 4k$ や周期 $3k + 4$ の周期解が存在する、つまり、いわゆる period-adding 現象⁽²²⁾が生じるのである。

2.4 カオスニューロンモデル

カイアニエロや南雲・佐藤の神経モデルにおいては、神経興奮のしきい値性を表すためにステップ関数（ヘビサイド関数）が用いられているが、実際の神経細胞や HH 方程式などの生理学的ニューロンモデルは、そのような厳密なしきい値性（全か無の法則：悉無率）は持たず、興奮・非興奮の中間的な応答を示すことがある。合原ら⁽²³⁾は、ステップ関数を以下のシグモイド（ロジスティック）関数で置き換えることで、実際の神経の性質を単純神経モデルに組み込んだ：

$$f(x) = \frac{1}{1 + \exp(-x/\epsilon)}. \quad (22)$$

南雲・佐藤モデルと同様に、合原らのカオスニューロンモデルも一次元離散力学系で表現される：

$$y_{n+1} = p(y_n) := y_n/b - f(y_n) + a. \quad (23)$$

図 8 に $p(y)$ の例を示した。図 2 に示した南雲・佐藤モデルは不連続な二つの直線部分を持っていたが、図 8 では二つの単調増加な部分は連続的につながっている。その結果、カオスニューロンモデルの写像は典型的な双峰性を示し、南雲・佐藤モデルとは

異なり（可観測な）カオスを示す。このことによりカオスニューロンモデルと呼ばれる。なお、実際の神経細胞や HH 方程式もカオスの応答を示す^{(24)~(26)}。図 8 に示したカオスニューロンモデルにおいても、二つの単調増加な部分が存在することにより、南雲・佐藤モデル (1) と同様の複雑な応答を示し、平均興奮率も（数値的に）計算することができる。しかし、カオスニューロンモデルに対する平均興奮率のグラフは、（写像が連続関数になっていることにより）完全な悪魔の階段を構成するのではなく、階段構造が部分的に壊れた不完全なものになる⁽²⁷⁾。

3. 神経の微分方程式モデル

これまで、神経興奮の差分方程式モデルを扱ってきたが、ここでは、微分方程式で表現される単純神経モデルを扱う。

3.1 積分発火ニューロンモデル

積分発火ニューロン（integrate-and-fire neuron, 以下 IF ニューロン）は、微分方程式で記述される神経モデルとして最も単純なモデルであり、以下の式で記述される：

$$\frac{dv}{dt} = \mu + I(t), \quad \text{if } 0 \leq v < \theta, \quad (24a)$$

$$v(t^+) = 0, \quad \text{if } v(t) = \theta. \quad (24b)$$

ここで、 v が神経細胞の膜電位を表し、 μ と $I(t)$ は、それぞれ外部から加えられる入力信号の定数バイアスと時変成分を表す。 θ は神経細胞が興奮するためのしきい値である。外部から神経細胞への入力がない場合の膜電位（静止電位）は 0 としている。膜電位 $v(t)$ がしきい値 θ に到達すれば、IF ニューロンは、出力パルス（活動電位）を発生すると考え、膜電位 $v(t^+)$ は 0 にリセットされる。以後このプロセスが繰り返される。なお、 μ を外部入力の定数成分ではなく、神経細胞の内的な性質であると考えれば、この IF ニューロンは、外部入力なしに繰り返し興奮する、神経振動子若しくはペースメーカー細胞のモデルと考えられる。

外部入力 $I(t)$ が周期 T で振幅 A の周期信号の場合を考える：

$$I(t) = \sum_{k=0}^{\infty} A\delta(t - kT) \quad (25)$$

ここで、 δ はディラックのデルタ関数である。つまり、単一のパルス入力により膜電位 v は瞬間的に A だけ増加する。（もし、このパルス入力によって v がしきい値 θ を超えた場合、このニューロンは出力パルスを生成し、 v は 0 にリセットされる。）：

$$v(t^+) = \begin{cases} v(t) + A & \text{if } 0 \leq v(t) < \theta - A, \\ 0 & \text{if } \theta - A \leq v(t) \leq \theta \end{cases} \quad (t = 0, T, 2T, 3T, \dots).$$

図 9 は、周期入力 (25) に対する IF ニューロン (24) の位相同期の例である。上の図で太い直線は、膜電位 $v(t)$ の時間変化を表し、下の図は周期パルス刺激である。初期値 $v(0)$ が 0 で、最初のパルス刺激が $t = 0$ で入力されたとする： $v(0^+) = A = 0.2$ 。

図 9 IF ニューロンにおける位相同期 ($\theta = 1$, $\mu = 0.18$, $A = 0.2$, $T = 1$) 上図: 膜電位 $v(t)$ の時間変化. 下図: 周期パルス刺激

図 10 IF ニューロンの PTC と解軌道 ($A = 0.2$, $\mu T = 0.18\theta$) 位相の定義: (a) 式 (26), (b) 式 (27).

IF ニューロンは、3 番目のパルス刺激が入力された少し後に ($t \approx 2.2$) 最初の出力パルス (活動電位) を発生し、 $t = 5$ で 6 番目のパルス入力により次の活動電位を発生する。この後、 $v(t)$ の時間変化は周期的定常状態に達し、三つの入力パルスに対して一つの活動電位を発生する、いわゆる 3 : 1 同期になる。この同期現象のメカニズムは、 $v(t)$ の値を離散的な時刻 $t = 0T, 1T, 2T, \dots$ で観測することにより明らかになる。

$t = nT$ と $t = (n+1)T$ ($n = 0, 1, 2, \dots$) におけるパルスが入力された直後の膜電位 $v(t)$ の値をそれぞれ v_n, v_{n+1} とする。このとき、 v_{n+1} と v_n の関係は以下ようになる：

$$v_{n+1} = p(v_n) := \begin{cases} v_n + A + \mu T \bmod \theta & \text{if } 0 \leq \{(v_n + \mu T) \bmod \theta\} < \theta - A, \\ 0 & \text{if } \theta - A \leq \{(v_n + \mu T) \bmod \theta\} \leq \theta. \end{cases} \quad (26)$$

もし v_n を n 番目のパルスの直後ではなく直前の膜電位 $v(t)$ の値で定義すれば、上記の関係式は以下のように置き換えられる：

$$v_{n+1} = p(v_n) := \begin{cases} v_n + A + \mu T \bmod \theta & \text{if } 0 \leq v_n < \theta - A, \\ \mu T \bmod \theta & \text{if } \theta - A \leq v_n \leq \theta. \end{cases} \quad (27)$$

このように定義した v_n をニューロンの「位相」と考えれば、式 (26) や式 (27) で表される写像 $p(v)$ は、位相の遷移則を表現しており、したがって位相遷移曲線 (PTC: Phase Transition Curve) と呼ばれるものになる^{(28)~(30)}。

周期パルス刺激を受ける IF ニューロンの位相同期パターンを調べるには、式 (26), (27) で定義される一次元写像のダイナ

ミクスを調べればよい。(これらは円 S^1 から S^1 への写像である。つまり、 $p(v)$ の定義において $v = \theta$ と $v = 0$ が同一視される。) 図 10 (a, b) は、それぞれ式 (26), (27) のグラフと解軌道 $v_0, v_1, v_2, \dots$ の例を示している。太い直線が $p(v)$ のグラフを表しており、細い線は解軌道である。(a) と (b) は両方とも同じダイナミクスを表している。唯一の違いは「座標の取り方」の違いである。(v_n がパルス入力直後の $v(t)$ の値か直前の値かどうか。) 図 10 (b) を用いて、写像 $p(t)$ のダイナミクスを説明する。図 10 に示した解軌道 $\{v_n\}$ は、図 9 に示した解軌道 $v(t)$ に対応する。図 10 (b) における初期値 v_0 が 0 であるのは、 v_n がパルス入力直前の $v(t)$ の値であるからである (図 9)。図 9 の説明で述べたように、IF ニューロンは、 $t = 5T$ におけるパルス入力によって活動電位を発生 (興奮) させるが、これは、図 10 (b) の v_5 に対応している。この興奮の後、解軌道 $v_6, v_7, v_8, v_9 = v_6, v_{10} = v_7, \dots$ は周期軌道となっている。図 10 (a) では、座標若しくは位相 v_n は、パルス入力直後の $v(t)$ の値であるので、図 10 (a) における初期値 v_0 は、図 10 (b) の 0 とは異なり 0.2 となっている。図 10 (a) のダイナミクスは、(b) のダイナミクスと全く同一である。

図 10 に示した写像の主要な部分は、 v_n を $A + \mu T$ だけシフトするものであり (傾き 1 の直線部分)、そのような線形写像を除いて周期解 (位相同期解) を生成しない。しかしながら、平坦な部分 (傾き 0 の直線部分) を持つ写像は、測度 0 の特殊な場合を除いて、ほとんど全ての初期値とパラメータ値に対して、超安定 (super stable) な周期解を生成する⁽³¹⁾。図 10 において、解軌道 $\{v_n\}$ が平坦な部分を通過した直後に周期解に (漸近するのではなく) 完全に収束していることに注意されたい。神経興奮の文脈で言えば、興奮のしきい値性によって IF ニューロンが位相同期を生成していることになる。

3.2 漏れのある積分発火ニューロンモデル

積分発火ニューロンは、神経の興奮性膜の容量性だけを考慮したモデルであったが、神経興奮性膜の抵抗性 (減衰性) も考慮した、漏れ積分発火 (leaky integrate-and-fire, 以下 LIF) ニューロンモデルを考える：

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{v(t)}{\tau} + \mu + I(t) \quad \text{if } 0 \leq v < \theta, \quad (28a)$$

$$v(t^+) = 0 \quad \text{if } v(t) = \theta. \quad (28b)$$

式 (28a) 右辺の最初の項のみが、IF ニューロン (24) と異なる点である。IF ニューロンと同様に周期パルス入力 (25) を考えれば、LIF ニューロンの PTC は以下のように得られる：

$$v_{n+1} = p(v_n) := \begin{cases} \Phi(v_n + A, T) & \\ \Phi(0, T) & \text{if } \theta - A \leq v_n \leq \theta. \end{cases} \quad (29)$$

ここで、 $\Phi(x_0, t)$ は、LIF ニューロンにおいて、周期刺激がなく ($I(t) \equiv 0$)、初期値 $v(0) = x_0$ のときの、LIF ニューロンの時刻 t における解を表す：

図 11 LIF ニューロン (28) の PTC (29) と解軌道
($\mu = 0.5, \tau = 4.0, A = 0.2, T = 0.5$)

$$\Phi(x_0, t) = \begin{cases} (x_0 - \mu\tau)e^{-t/\tau} + \mu\tau & \text{if } 0 \leq t \leq \tau \ln \frac{\mu\tau - x_0}{\mu\tau - \theta}, \\ -\mu\tau e^{-t^*/\tau} + \mu\tau & \text{if } t > \tau \ln \frac{\mu\tau - x_0}{\mu\tau - \theta}, \end{cases}$$

$$t^* := \left(t - \tau \ln \frac{\mu\tau - x_0}{\mu\tau - \theta} \right) \bmod \left(\tau \ln \frac{\mu\tau}{\mu\tau - \theta} \right).$$

位相 v_n は、 n 番目のパルス刺激が入力される直前の膜電位 $v(t)$ の値である。また、ここでは $\mu\tau > \theta$ を仮定した（入力がない状態でも、LIF ニューロンが反復興奮するための条件）。

図 11 は、LIF ニューロンの PTC（一次元写像）と解軌道の例を示している。IF ニューロンと同様に、PTC は傾きの異なる三つの直線部分から構成されている。LIF ニューロンが IF ニューロンと異なる点は、平たんな（傾き 0 の）部分以外の二つの直線の傾きである。一番左の直線の傾きは 1 より小さくなっている。このことは、神経膜の抵抗性（漏れ特性）の導入が LIF をより安定に（IF ニューロンより入力刺激に同期しやすく）していることを意味している。ただし、漏れ特性の導入が必ずしもニューロンの安定化を導くわけではないことにも注意が必要である。三つのうち中央の直線の傾きは 1 より大きくなっている。すなわち、漏れ特性の導入がニューロンのダイナミクスを不安定化することもあるのである。しかしながら、IF ニューロンと同様に平たんな部分の存在（超安定性）によって、LIF ニューロンのダイナミクスは全体としては安定で、周期刺激に同期しやすくなっていると言える。図 11 に示したように、初期値 $v_0 = 0$ の解軌道は、平たんな部分を通過（ v_6 ）した直後に、周期的になっている（位相同期している）ことに注意されたい。なお、PTC における平たんな部分の存在は、IF ニューロンの場合と同様に、神経興奮のしきい値性によって生成されている。

本節では、周期パルス列刺激を受ける LIF ニューロンを考察した。しかしながら、LIF ニューロンに関する研究は数多くあり、そのうち思い付くものだけを挙げれば、正弦波入力によって駆動される LIF ニューロン^{(32)~(34)}、更に一般的な周期刺激を考察したもの^{(35)~(37)}や相互に結合した LIF ニューロンに関する研究^{(38), (39)}などがある。

3.3 他の神経モデルの応答特性

3. では、微分方程式で表現される二つのニューロンモデルを扱ったが、どちらも神経興奮の性質をかなり単純化・抽象した

モデルであった。生理学に忠実な定量的モデルである HH モデル⁽⁵⁾の刺激応答特性^{(24)~(26), (40)}や HH モデルを単純化した Bonhoeffer-van der Pol (BVP) モデル⁽⁴¹⁾（注4）の刺激応答特性^{(42)~(46)}についても多くの研究がなされているが、ここでは、それらの説明は省略する。ただし、HH モデルのような複雑な非線形ダイナミクスを持つモデルに対しても、本稿を通して扱っているような位相遷移曲線・一次元写像による方法が使えることが、馬被⁽⁴⁰⁾によって示されていることは強調しておきたい。実際、この一次元写像を見れば、HH や BVP モデルにおいても、本稿を通して説明したものと類似のダイナミクスが応答特性の本質を担っていることが分かる。

本稿では紹介しなかったが、神経コーディングに関して、もう一つの大きな柱として神経の確率モデルが盛んに研究されてきた。紹介すべき文献は枚挙にいとまがないが、ここでは、拙著^{(52), (53)}を紹介するにとどめる。その中の参考文献等をたどってもらいたい。

4. 生物振動子モデル

IF ニューロン (24) のパラメータ μ が、外部からの入力ではなくニューロンの内的性質であると考えれば、IF ニューロンは、ペースメーカー細胞や生物時計（生物リズム）のモデルと考えられる。そのような時計は、いわば砂時計型の時計である。これとは異なる振り子型時計モデルの最も単純なものとして、いわゆる放射型アイソクロン時計（RIC: Radial Isochron Clock）またはポアンカレ振動子と呼ばれるものがある^{(54)~(59)}：

$$\frac{dr}{dt} = ar(1-r), \quad a > 0, \quad (30a)$$

$$\frac{d\theta}{dt} = 2\pi. \quad (30b)$$

なお、これらの式は極座標表示されている。このモデルは、半径 $r = 1$ で単位周期のリミットサイクルを持つ。図 12 (a) は、式 (30) の相平面（状態平面）をデカルト座標で表示したものである。単位円は安定なリミットサイクルであり、原点を除いて相平面上の全ての点から出発した解軌道は、このリミットサイクルに漸近する。パラメータ a は、リミットサイクルの安定性（解軌道を引き寄せる強さ）を変化させる。この振動子が RIC と呼ばれるのは、そのアイソクロン⁽⁶⁰⁾（ $t \rightarrow \infty$ でリミットサイクル上の同一点に漸近して、リミットサイクル上を同じように動くような状態点の集合）が放射状の直線になっているからである。

式 (30) の RIC 振動子が周期パルス列刺激 (25) を受けるとする。ここで、単一パルスは図 12 (a) 上の点を瞬間的に右水平方向に A だけ移動させるとする。刺激がなければ、式 (30) の解軌道は、安定なリミットサイクルの近傍を動いていると考えられ、よって、RIC の状態点はリミットサイクル上の位相 θ を用いて近似的に表現できる。そこに刺激パルスが入力されると状態点

（注4）：近年、BVP モデルは FitzHugh-Nagumo (FHN) モデルと呼ばれることが多いが、筆者はあえて BVP モデルと呼んでいる。BVP モデルの本質はファンデルポール（van der Pol）方程式⁽⁴⁷⁾にあると考えるからである。また、FHN モデルという呼称は、神経興奮が神経軸索上を伝搬する現象をモデル化した偏微分方程式^{(48)~(51)}に用いたいという思いがあるからでもある。実際、FHN モデルという呼称の元となった一方の論文⁽⁴⁸⁾も伝送線路のモデルを提案したものである。

図 12 (a) RIC (30) の相平面. (b), (c) RIC の PTC, パラメータ値: (b) $A = 0.9$. $T = 0.1$, (c) $A = 1.1$. $T = 0.5$.

はリミットサイクルを離れる。しかし、パルス入力後十分時間が経過すれば、状態点は再びリミットサイクル近傍に戻り、その結果、状態点は位相 θ を用いて表される。したがって、周期刺激を受ける IF ニューロンの場合と同様に、 n 番目のパルスが入力される直前の RIC の位相を θ_n で表し、 $(n+1)$ 番目のパルスが入力される直前の位相を θ_{n+1} で表す。簡単な計算から θ_{n+1} と θ_n の関係（つまり、RIC 振動子の PTC）は、以下のよう表される。（周期 T が十分大きいと仮定して、近似的に）：

$$\theta_{n+1} = p(\theta_n) := \arctan \frac{\sin \theta_n}{A + \cos \theta_n} + 2\pi T \mod 2\pi. \quad (31)$$

図 12(b, c) は $p(\theta)$ の例を示している。(b) はパルスの振幅がリミットサイクルの半径よりも小さい場合 ($A < 1$) で、(c) は大きい場合 ($A > 1$) である。IF ニューロンの場合と同様に RIC 振動子の位相同期現象は、一次元写像 (31) を用いて調べることができる。(b) の写像は二つの単調増加な部分を持ち、南雲・佐藤モデルと類似の特徴を持っているように見えるが、そうではない。つまり、位相は単位円 S^1 上で定義されている（0 と 1 は同一視されている）ので、この写像は（ S^1 上の）連続写像である。一方、(c) の写像は、二つの単調増加な部分と一つの単調減少な部分が組み合わさった二峰性の写像であり、カオスニューロンと極めて類似した形状を持っている。その結果、RIC 振動子は、カオスニューロンと同じような位相同期現象やカオス応答を示すと考えられる。

5. おわりに

本稿では、区分線形写像 (6) のダイナミクス・周期解構造を詳しく説明し、このようなダイナミクスが、異なる文脈で生じた生物モデルのダイナミクスを理解するために有効であることを示した。主として比較的古い時期の研究を紹介したが、これらは最新の研究にも通じるものがあると考えたからである。実際、近年、幅広い分野で注目を集めている MMO (Mixed Mode Oscillation) ^{(2), (3)} は、大振幅と小振幅の波形が混合した振動現象であるが、大振幅を神経の興奮、小振幅を非興奮に対応させれば、その連関は明らかである。

謝辞 本稿執筆の機会を与えて下さった、非線形問題研究専門委員会前委員長の高橋規一様及び幹事団の皆様には感謝致します。

文 献

(1) バイオニクス, 南雲仁一 (編), 共立出版, 1966.

- (2) M. Desroches, J. Guckenheimer, B. Krauskopf, C. Kuehn, H.M. Osinga, and M. Wechselberger, “Mixed-mode oscillations with multiple time scales,” *SIAM Rev.*, vol. 54, pp. 211–288, 2012.
- (3) K. Shimizu and N. Inaba, “Experimental and numerical observation of successive mixed-mode oscillation-incrementing bifurcations in an extended bonhoeffer-van der pol oscillator,” *Int. J. Bifurcation Chaos Appl. Sci. Eng.*, vol. 28, pp. 1830047-1–10, 2018.
- (4) D.H. Perkel and T.H. Bullock, “Neural coding,” *Neurosciences Research Program Bulletin*, vol. 6, pp. 221–348, 1968.
- (5) A.L. Hodgkin and A.F. Huxley, “A quantitative description of membrane current and its applications to conduction and excitation in nerve,” *J. Physiol.*, vol. 117, pp. 500–544, 1952.
- (6) E.R. Caianiello, “Outline of a theory of thought-processes and thinking machines,” *J. Theoret. Biol.*, vol. 2, pp. 204–235, 1961.
- (7) 南雲仁一, 佐藤俊輔, “神経モデルの応答特性について,” *信学論 (D)*, vol. J55-D, no. 4, pp. 269–276, April 1972.
- (8) J. Nagumo and S. Sato, “On a response characteristic of a mathematical neuron model,” *Kybernetik*, vol. 10, pp. 155–164, 1972.
- (9) L.D. Harmon, “Studies with artificial neurons, I, properties and functions of an artificial neuron,” *Kybernetik*, vol. 1, pp. 89–101, 1961.
- (10) S. Sato, “Mathematical properties of responses of a neuron model: system as a rational number generator,” *Kybernetik*, vol. 11, pp. 208–216, 1972.
- (11) S. Sato, M. Hatta, and J. Nagumo, “Response characteristics of a neuron model to a periodic input,” *Kybernetik*, vol. 16, pp. 1–8, 1974.
- (12) M. Hata, “Dynamics of Caianiello’s equation,” *J. Math. Kyoto Univ.*, vol. 22, no. 1, pp. 155–173, 1982.
- (13) 和田充雄, “神経細胞モデルの刺激応答特性,” *信学論 (A)*, vol. J65-A, no. 7, pp. 595–602, July 1982.
- (14) T. Yoshida, “On periodic responses of a mathematical neuron model,” *Biol. Cybern.*, vol. 52, pp. 383–390, 1985.
- (15) 畑 政義, *神経回路モデルのカオス*, 朝倉書店, 1998.
- (16) N.N. Leonov, “On a discontinuous piecewise-linear pointwise mapping of a line into itself,” *Radiofisica*, vol. 3, no. 3, pp. 496–510, 1960 (in Russian).
- (17) N.N. Leonov, “On the theory of a discontinuous mapping of a line into itself,” *Radiofisica*, vol. 3, no. 5, pp. 872–886, 1960 (in Russian).
- (18) N.N. Leonov, “On a discontinuous pointwise mapping of a line into itself,” *Dokl. Akad. Nauk. SSSR.*, vol. 143, no. 5, pp. 1038–1041, 1962 (in Russian).
- (19) C. Mira, *Chaotic Dynamics*, World Scientific, Singapore, 1987.
- (20) L. Gardini, F. Tramontana, V. Avrutin, and M. Schanz, “Border-collision bifurcations in 1D piecewise-linear maps and Leonov’s approach,” *Int. J. Bifurcation Chaos Appl. Sci. Eng.*, vol. 20, pp. 3085–3104, 2010.
- (21) J.P. Keener, “Chaotic behavior in piecewise continuous difference equations,” *Trans. AMS*, vol. 261, pp. 589–604, 1980.
- (22) M. Levi, “A period-adding phenomenon,” *SIAM J. Appl. Math.*, vol. 50, pp. 943–955, 1990.

- (23) K. Aihara, T. Takabe, and M. Toyoda, "Chaotic neural networks," *Phys. Lett. A*, vol. 144, pp. 333–340, 1990.
- (24) K. Aihara, G. Matsumoto, and Y. Ikegaya, "Periodic and non-periodic responses of a periodically forced Hodgkin-Huxley oscillator," *J. Theor. Biol.*, vol. 109, pp. 249–269, 1984.
- (25) G. Matsumoto, K. Aihara, M. Ichikawa, and A. Tasaki, "Periodic and nonperiodic responses of membrane potentials in squid giant axons during sinusoidal current stimulation," *J. Theor. Neurobiol.*, vol. 3, pp. 1–14, 1984.
- (26) N. Takahashi, Y. Hanyu, T. Musha, R. Kubo, and G. Matsumoto, "Global bifurcation structure in periodically stimulated giant axons of squid," *Physica D*, vol. 43, pp. 318–334, 1990.
- (27) E. Yellin and A. Rabinovitch, "Properties and features of asymmetric partial devil's staircases deduced from piecewise linear maps," *Phys. Rev. E*, vol. 67, 016202, 2003.
- (28) M. Kawato and R. Suzuki, "Biological oscillators can be stopped. Topological study of a phase response curve," *Biol. Cybern.*, vol. 30, pp. 241–248, 1978.
- (29) A.T. Winfree, *The Geometry of Biological Time*, Springer-Verlag, New York, 1980.
- (30) M. Kawato, "Transient and steady phase response curves of limit cycle oscillators," *J. Math. Biol.*, vol. 12, pp. 13–30, 1981.
- (31) S. Doi, "On periodic orbits of trapezoid maps," *Adv. Appl. Math.*, vol. 14, pp.184–199, 1993.
- (32) R. Rescigno, R.B. Stein, R.L. Purple, and R.E. Poppele, "A neuronal model for the discharge patterns produced by cyclic inputs," *Bull. Math. Biophys.*, vol. 32, pp. 337–353, 1970.
- (33) H. Scharstein, "Input-output relationship of the leaky-integrator neuron model," *J. Math. Biol.*, vol. 8, pp. 403–420, 1979.
- (34) J.P. Keener, F.C. Hoppensteadt, and J. Rinzel, "Integrate-and-fire models of nerve membrane response to oscillatory input," *SIAM J. Appl. Math.*, vol. 41, pp. 503–517, 1981.
- (35) H. Torikai and T. Saito, "Return map quantization from an integrate-and-fire model with two periodic inputs," *IEICE Trans. Fundamentals*, vol. E82-A, no. 7, pp. 1336–1343, July 1999.
- (36) H. Nakano and T. Saito, "Basic dynamics from an integrate-and-fire chaotic circuits with a periodic input," *IEICE Trans. Fundamentals*, vol. E84-A, no. 5, pp. 1293–1300, May 2001.
- (37) K. Pakdaman, "Periodically forced leaky integrate-and-fire model," *Phys. Rev. E*, vol. 63, 041907, 2001.
- (38) R.E. Mirollo and S.H. Strogatz, "Synchronization of pulse-coupled biological oscillators," *SIAM J. Appl. Math.*, vol. 50, pp. 1645–1662, 1990.
- (39) H. Nakano and T. Saito, "Basic dynamics from a pulse-coupled network of autonomous integrate-and-fire chaotic circuits," *IEEE Trans. Neural Netw.*, vol. 13, pp. 92–100, 2002.
- (40) 馬被健次郎, "神経細胞の応答特性について," *信学技報*, NLP87-67, pp. 87–96, Dec. 1987.
- (41) R. FitzHugh, "Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane," *Biophys. J.*, vol. 1, pp. 445–466, 1961.
- (42) 香田 徹, 今村一夫, "周期的外力のある BVP 方程式の周期解とその安定性," *信学技報*, NLP80-31, pp. 19–26, 1980.
- (43) S. Yoshizawa, H. Osada, and J. Nagumo, "Pulse sequences generated by a degenerate analog neuron model," *Biol. Cybern.*, vol. 45, pp.23–33, 1982.
- (44) J.P. Keener, "Analog circuitry for the van der Pol and FitzHugh–Nagumo equations," *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.*, vol. 13, pp. 1010–1014, 1983.
- (45) S. Sato and S. Doi, "Response characteristics of the BVP neuron model to periodic stimuli," *Math. Biosci.*, vol. 112, pp.243–259, 1992.
- (46) S. Doi and S. Sato, "The global bifurcation structure of the BVP neuronal model driven by periodic pulse trains," *Math. Biosci.*, vol. 125, pp.229–250, 1995.
- (47) B. van der Pol, "On 'relaxation-oscillations'," *Philos. Mag.*, vol. 2, pp. 978–992, 1926.
- (48) J. Nagumo, S. Arimoto, and S. Yoshizawa, "An active pulse transmission line stimulating nerve axon," *Proc. Inst. Radio Engineers*, vol. 50, pp. 2061–2070, 1962.
- (49) J. Rinzel, "Repetitive activity and Hopf bifurcation under point-stimulation for a simple FitzHugh–Nagumo nerve conduction model," *J. Math. Biol.*, vol. 5, pp. 363–382, 1978.
- (50) E. Yanagida, "Stability of fast traveling pulse solutions of the Fitzhugh–Nagumo equations," *J. Math. Biol.*, vol. 22, pp. 81–104, 1985.
- (51) E. Yanagida, "Branching of double pulse solutions from single pulse solutions in nerve axon equations," *J. Differ. Equ.*, vol. 66, pp.243–262, 1987.
- (52) T. Tateno, S. Doi, S. Sato, and L.M. Ricciardi, "Stochastic phase-lockings in a relaxation oscillator forced by a periodic input with additive noise —A first-passage-time approach—," *J. Stat. Phys.*, vol. 78, pp. 917–935, 1995.
- (53) J. Inoue and S. Doi, "Sensitive dependence of the coefficient of variation of interspike intervals on the lower boundary of membrane potential for the leaky integrate-and-fire neuron model," *Biosystems*, vol. 87, pp. 49–57, 2007.
- (54) M.R. Guevara and L. Glass, "Phase locking, period-doubling bifurcations and chaos in a mathematical model of a periodically driven oscillator: A theory for the entrainment of biological oscillators and the generation of cardiac dysrhythmias," *J. Math. Biol.*, vol. 14, pp. 10–23, 1982.
- (55) F.C. Hoppensteadt and J.P. Keener, "Phase locking of biological clocks," *J. Math. Biol.*, vol. 15, pp. 339–349, 1982.
- (56) J.P. Keener and L. Glass, "Global bifurcations of a periodically forced nonlinear oscillator," *J. Math. Biol.*, vol. 21, pp. 175–190, 1984.
- (57) L. Glass and M.C. Mackey, *From Clocks to Chaos, The Rhythms of Life*, Princeton University Press, 1988.
- (58) L. Glass and J. Sun, "Periodic forcing of a limit-cycle oscillator: Fixed points, Arnold tongues, and the global organization of bifurcations," *Phys. Rev. E*, vol. 50, pp. 5077–5084, 1994.
- (59) T. Nomura, S. Sato, S. Doi, J.P. Segundo, and M.D. Stiber, "A modified radial isochron clock with slow and fast dynamics as a model of pacemaker neurons. Global bifurcation structure when driven by periodic pulse trains," *Biol. Cybern.*, vol. 72, pp. 93–101, 1994.
- (60) J. Guckenheimer, "Isochrons and phaseless sets," *J. Math. Biol.*, vol. 1, pp. 259–273, 1975.

(NLP 研究会提案, 2019 年 8 月 7 日受付,
2019 年 10 月 9 日再受付)

土居伸二 (正員)

(1 浪 1 留の後) 1984 京大・理卒. 1989 阪大大学院基礎工学研究科博士後期課程了. 工博. 同年, 同大学・基礎工・助手. 1996 同大学・工・講師. その後, 同大学院工学研究科助教授・准教授を経て, 2009 京大大学院工学研究科電気工学専攻教授. 一次元離散力学系・記号力学系, 確率的動的システム, 電気生理学など生命現象の数理モデルの研究に従事. 1999～

2001 本会非線形問題研究専門委員会幹事. 2010 同研究専門委員会委員長. 2016 NOLTA ソサイエティ会長. 著書に, 「Computational Electrophysiology: Dynamical Systems and Bifurcations」(Springer, 2010, 共著) など.