初通過時刻を用いた神経細胞における 確率情報過程の解析

松 山 泰 男・白 井 克 彦・秋 月 影 雄

早稲田大学理工学部 東京都新宿区西大久保 4-170

(昭和 48 年 3 月 30 日 受付)

Analysis of Stochastic Information Processes in Neurons by Means of First Passage Times

Yasuo MATSUYAMA, Katsuhiko SHIRAI and Kageo AKIZUKI

(School of Science and Engineering, Waseda University, Shinjuku-Ku, Tokyo)

(Received March 30, 1973)

The state of a neuron is described by the neuron potential (NP), which often has the nature of a stochastic process.

In this paper, the stochastic information processes of the spontaneous type neuron and the forced type neuron are discussed through the density of the first passage time when the NP reaches the threshold, and its subsidiary statistical quantity, the transition probability density function. These quantities can be obtained from Kolmogorov's equation and the law of probability conservation. However, the analytical solution is obtainable only in very simple cases. Hence, we took the position of obtaining these quantities by means of numerical analysis and investigating some rather complex properties of the neurons. Accordingly, we could discuss the varying threshold problem and the case when input pulse trains carry the PFM information.

And in the case of the periodic PFM, the output spike interval density becomes the important quantity because it is measured in practice. Therefore we clarified its relationship to the first passage time density and then presented the method of approximation.

1. ま え が き

神経系においては、同一な情報に対しても出力は必ずしも一致しないことが報告されているが、このような性質を統計的に論ずることがいわゆる「神経系における確率情報過程」の問題として注目されてきている。

この論文では、入力パルスが加わらなくとも出力パルスを出す自発型神経細胞と入力パルスの性質にしたがって出力パルスを出す強制型神経細胞の2種類について、それらの統計的活動を考察する。

いずれの場合においても神経細胞の状態はニューロンポテンシャル (NP) によって記述されるので、それが閾値に達して出力パルスを出す時刻 (初通過時刻, FPT) に着目することにより情報の性質がわか

る^{1), 3), 4), 5)}。よって、統計量としては初通過時刻密度関数およびその補助的な量である遷移確率密度関数を用いる。

これらの量はコルモゴロフの方程式と確率の保存則を満たし、かなり複雑な場合の厳密な解の形を見出すことが必要となる。しかしながら、解析解はきわめて単純な場合にしか得られず⁵⁾、これによって神経系に固有な性質、たとえばパルス密度変調 (PFM) などを論ずることはできない。したがって前述の統計量を数値解析によって求め、神経細胞における確率的な情報を調べるという立場をとることとする。

また、とくに PFM 情報が周期的な場合には出力スパイク間隔密度関数が定義され、実際に計測される量として重要な意味をもつ。そこで、この量について初通過時刻密度関数との関連を、その近似構成を通じ

て明らかにする。

2. 自発型神経細胞

自発型神経細胞は興奮性入力パルスがなくても出力パルスを出し、その性質はかなりランダムである。このために、モデル化の際にガウス性白色過程が導入される。Gerstein と Mandelbrot¹⁾ は NP を正のずれをもつウィーナー過程としているが、実際にはそれほどランダムではない。ここでは、NP がその休止値に漸近性をもつものを用いる。Weiss²⁾ はこれと類似したモデルを用いて聴覚系の統計的性質を論じているが、計算機 TX-2 によるデジタルシミュレーションによっているために厳密な定式化をしていない。

2.1 モデルの記述

前のパルスが出た時刻を s とする。閾値は

$$d(t) = d_0 \exp\left(-\frac{t-s}{\tau_d}\right) \quad (1)$$

で表わされるとする。

NP の見本過程を $Y(t, \omega)$ で表わし、前述のようにガウス性白色過程から生成され、また、休止値 η に時定数 τ で漸近性をもつとする。ここに ω は見本空間 Ω の要素である。

NP が閾値に達するとその時刻（初通過時刻）に神経細胞は出力パルスをスパイクし、NP と閾値はそれぞれ x および d_0 にリセットされる。スパイクしてから δ の間は絶対不応期として NP は時定数 τ_r で η に確定的に漸近する。

また、NP は $-\infty$ のような極端な値をとることはないので下限 r をもち、それより小さい値はとらないものとする¹⁾。

したがって、NP の見本過程はつぎのように表わされる。

$$Y(t, \omega) = (x - \eta) \varepsilon^{-\frac{t-s}{\tau_r}} + \eta \quad (s \leq t < s + \delta) \quad (2)$$

$$Y(t, \omega) = \int_{s+\delta}^t \varepsilon^{-\frac{t-u}{\tau}} dW(u, \omega) + \{Y(s+\delta, \omega) - \eta\} \varepsilon^{-\frac{t-(s+\delta)}{\tau}} + \eta \quad (t \geq s + \delta) \quad (3)$$

ただし、 $W(u, \omega)$ は $(0, \sigma^2)$ のウィーナー過程であり、 τ はニューロンポテンシャルの緩和を表わすものである。ここで $Y(s+\delta, \omega)$ と η が確定的な量であることに着目し、 $s+\delta \rightarrow s$ 、 $Y-\eta \rightarrow Y$ とおき直すことにより

$$Y(t, \omega) = \int_s^t \varepsilon^{-\frac{t-u}{\tau}} dW(u, \omega) + x \varepsilon^{-\frac{t-s}{\tau}} \quad (t \geq s) \quad (4)$$

と $\delta=0$ 、 $\eta=0$ の場合に変換される。以下ではこの場合を扱う。また(4)式はつぎのようにも表わせる。

$$Y(t, \omega) = x - \frac{1}{\tau} \int_s^t Y(u, \omega) du + \int_s^t dW(u, \omega) \quad (t \geq s) \quad (5)$$

2.2 遷移確率密度関数と初通過時刻密度関数

(4)式あるいは(5)式は NP の見本過程についての記述であるので、神経細胞の性質を調べるには、これから遷移確率密度関数および初通過時刻密度関数の満たす方程式を導く必要がある。

遷移確率密度関数が $f(y, t|x, s)$ であるとは、時刻 s で x にあった NP が時刻 t で y の近傍 dy の中へ遷移する確率が $f(y, t|x, s)dy$ で与えられることを意味する。

したがって確率分布関数により、

$$f(y, t|x, s) = \frac{dPr\{Y(t, \omega) \geq y | Y(s, \omega) = x\}}{dy} \quad (6)$$

と表わされる。

また、初通過時刻密度関数が $g(d, t|x, s)$ であるとは、時刻 s で NP が x であったときに、NP が初めて閾値 d に達する時刻

$$\mathcal{T}_d(\omega) = \inf_{u \geq s} \{u : Y(u, \omega) \geq d(u) | Y(s, \omega) = x\} \quad (7)$$

が t の近傍 dt の中にある確率が $g(d, t|x, s)dt$ で与えられることを意味する。したがって確率分布関数により、

$$g(d, t|x, s) = \frac{dPr\{\mathcal{T}_d(\omega) \leq t | Y(s, \omega) = x\}}{dt} \quad (8)$$

と表わされる。

つぎに、これらの密度関数の満たす方程式を導く。

(5)式より、

$$\begin{aligned} \lim_{\Delta t \rightarrow +0} \frac{1}{\Delta t} \mathcal{E}\{(\Delta Y)^n | Y(t, \omega) = y\} \\ = \lim_{\Delta t \rightarrow +0} \frac{1}{\Delta t} \mathcal{E}\left[\left\{-\frac{y}{\tau} \Delta t + \int_t^{t+\Delta t} dW(u, \omega) + 0(\Delta t)\right\}^n\right] \\ = \begin{cases} -\frac{y}{\tau} & (n=1) \\ \sigma^2 & (n=2) \\ 0 & (n \geq 3) \end{cases} \quad (9) \end{aligned}$$

となる。ただし $\mathcal{E}$ は期待値を表わす。

よって、

$$\begin{aligned} \frac{\partial f(y, t|x, s)}{\partial t} &= \frac{\partial}{\partial y} \frac{y}{\tau} f(y, t|x, s) \\ &\quad + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial y^2} \sigma^2 f(y, t|x, s) \quad (10) \end{aligned}$$

が得られる。

Fig. 1 Transition probability density of spontaneous type neuron.

Fig. 2 First passage time density of spontaneous type neuron.

遷移確率密度関数と初通過時刻密度関数との間には、確率の保存則

$$\int_s^t g(d, u | x, s) du + \int_r^d f(y, t | x, s) dy = 1 \quad (11)$$

が成り立つので

$$g(d, t | x, s) = -\frac{\partial}{\partial t} \int_r^d f(y, t | x, s) dy \quad (12)$$

を得る。d は閾値で、(1)式を満たすものであり、r は NP の下限である。

(10)式に対する初期条件および境界条件は

$$\text{IC} \quad f(y, s | x, s) = \delta(y - x) \quad (13)$$

$$\text{BC} \quad f(d, t | x, s) = 0 \quad (14)$$

$$\text{BC} \quad \left[\frac{y}{\tau} f(y, t | x, s) + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial f(y, t | x, s)}{\partial y} \right]_{y=r} = 0 \quad (15)$$

と与える。 $\delta(\cdot)$ はディラックのデルタ関数である。

(13)式は $t=s$ のとき NP が x にあることを意味し、(14)式は吸収壁であって $y=d$ が閾値であることを示している。また、(15)式は NP の下限 r で確率流が零であることを表わしている。

2.3 解析結果

ここでは、(13)~(15)式で条件付けられる(10)式および(12)式を満たす遷移確率密度関数および初通過時刻密度関数を求める。差分法が用いられるが、これは陽的方法、陰的方法のどちらでも可能である。しかし、(12)式において時間差分を細かくとる必要があるので、陽的方法を採用した。

パラメータは無次元化してもよいのであるが、 η を零としたほかにはほぼ実際の次数のものを用い、かつ吸収壁などの統計的性質がよく示されるものを選択した。

Fig. 1 は NP の遷移確率密度関数で、(13)~(15)式で条件付けられる(10)式の解である。初期値は 6 mV であり、次第に拡散してゆく。閾値は時間とともに変化し、それは吸収壁の移動から観測される。この図は NP が閾値より小さい確率を表わしていて、それは漸減してゆく。そして、この量の変化率が初通過時刻密度関数に対応する。これを示しているのが Fig. 2 の初通過時刻密度関数で、(12)式の解として得られたものである。 $x=6$ mV の断面が Fig. 1 の場合である。黒丸はデジタルシミュレーションによる値で、ガウス乱数を用いて(5)式の見本過程を 5,000 本作り、それらが閾値に達する時刻をカウントして求めたものである。

3. 強制型神経細胞

強制型神経細胞は興奮性および抑制性の入力パルスをもち、それらの性質にしたがって活動する。ここでは、入力パルス列がポアソン過程から生成され、NP が休止値に漸近性をもつもの^{(3),(4),(5)}を取扱う。

神経系における情報は、主としてパルス密度変調 (PFM) に意味があるので⁽⁶⁾、神経細胞によって汙波されて出てくる出力パルス密度の時間的変化を、ここでの考察の対象とする。

また、とくに PFM 情報が周期的な場合には出力スパイク間隔密度関数が定義され、実際に計測される量として重要な意味をもつので⁽⁷⁾、初通過時刻密度関数との関連についても論ずる。

3.1 モデルの記述

興奮性および抑制性の入力パルス列を $dE(t, \omega_1)$, $dI(t, \omega_2)$ とし、それらは独立であるとする。 $E(t, \omega_1)$

は $N_e(t)\Delta t + o(\Delta t)$ の確率で変化を起こすポアソン過程の見本過程である。一方、 $I(t, \omega_2)$ は $N_i(t)\Delta t + o(\Delta t)$ の確率で変化を起こすもので、これらが PFM による情報を担っている。ここに ω_1, ω_2 は見本空間 Ω の要素である。

NP を $Y(t, \bar{\omega})$ で表わす。ただし $\bar{\omega} = \text{col.} (\omega_1, \omega_2)$ である。 Y は E -パルスが加わると $Y \rightarrow Y + e$, I -パルスが加わると $Y \rightarrow Y + i$ と変化する。ただし、 e, i はそれぞれ正および負の定数で、それらの絶対値は閾値と NP の初期値との差 $d - x$ に比べて十分に小さいものとする。また、入力パルスが加わらないときには、 Y は時定数 τ で休止値に漸近する。

閾値 d は簡単のため一定とする。NP の下限 r の性質および NP が d に達したときに出力パルスが出て x にリセットされる性質、そしてその後 δ の間の絶対不応期での性質は 2.1 節と同じである。

したがって NP の見本過程は、つぎのように表わされる。

$$Y(t, \bar{\omega}) = (x - \eta)e^{-\frac{t-s}{\tau r}} + \eta \quad (s \leq t < s + \delta) \quad (16)$$

$$Y(t, \bar{\omega}) = \int_{s+\delta}^t \varepsilon^{-\frac{t-u}{\tau}} d\{E(u, \omega_1) + I(u, \omega_2)\} \\ + \{Y(s + \delta, \bar{\omega}) - \eta\} \varepsilon^{-\frac{t-(s+\delta)}{\tau}} + \eta \quad (t \geq s + \delta) \quad (17)$$

ここで、 $Y(s + \delta, \bar{\omega})$ および η が確定的な量であることを考えれば、2.1 節と同様の変換により、

$$Y(t, \bar{\omega}) = \int_s^t \varepsilon^{-\frac{t-u}{\tau}} d\{E(u, \omega_1) + I(u, \omega_2)\} \\ + x \varepsilon^{-\frac{t-s}{\tau}} \quad (t \geq s) \quad (18)$$

を得る。以下、この場合を取扱う。

3.2 遷移確率密度関数と初通過時刻密度関数

まず、遷移確率密度関数について述べる。前節の仮定より、区間 $[t, t + \Delta t)$ においてつぎの3つの遷移が存在する。

$$\left. \begin{aligned} \left(y - e + y \frac{\Delta t}{\tau}, t\right) &\rightarrow (y, t + \Delta t) \quad (E\text{-パルス注入}) \\ \left(y - i + y \frac{\Delta t}{\tau}, t\right) &\rightarrow (y, t + \Delta t) \quad (I\text{-パルス注入}) \\ \left(y + y \frac{\Delta t}{\tau}, t\right) &\rightarrow (y, t + \Delta t) \quad (\text{パルス注入なし}) \end{aligned} \right\} \quad (19)$$

したがって

$$f(y, t + \Delta t | x, s) \\ = N_e(t) \Delta t f\left(y - e + y \frac{\Delta t}{\tau}, t | x, s\right) \\ + N_i(t) \Delta t f\left(y - i + y \frac{\Delta t}{\tau}, t | x, s\right) \\ + [1 - \{N_e(t) + N_i(t)\} \Delta t] f\left(y + y \frac{\Delta t}{\tau}, t | x, s\right) \quad (20)$$

を得る。(20)式によれば、時刻 $t + \Delta t$ での NP が時刻 t の NP のみによって決定されるので、 $Y(t, \bar{\omega})$ はマルコフ過程となる⁶⁾。

よって、チャップマン-コルモゴロフの等式

$$f(y, t + \Delta t | x, s) = \int_{\mathcal{D}} f(y, t + \Delta t | z, t) f(z, t | x, s) dz \quad (21)$$

が成り立ち、

$$\frac{\partial f(y, t | x, s)}{\partial t} = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-1)^n}{n!} \left(\frac{\partial}{\partial y}\right)^n A_n(y, t) f(y, t | x, s) \quad (22)$$

$$A_n(y, t) = \lim_{\Delta t \rightarrow +0} \frac{1}{\Delta t} \int_{\mathcal{D}} dz \cdot z^n f(y + z, t + \Delta t | y, t) \quad (23)$$

を得る。(23)式は(20)式を用いれば計算できて、

$$A_1(y, t) = N_e(t)e + N_i(t)i - \frac{y}{\tau} \quad (24)$$

$$A_n(y, t) = N_e(t)e^n + N_i(t)i^n \quad (n \geq 2)$$

となる。

3.1 節で述べたように、ここでは e および $-i$ が $d - x$ に比べて十分に小さい場合を取扱うので、(22)式は

$$\frac{\partial f(y, t | x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial y} \left\{ m_1(t) - \frac{y}{\tau} \right\} f(y, t | x, s) \\ + \frac{1}{2} \frac{\partial^2}{\partial y^2} m_2(t) f(y, t | x, s) \quad (25)$$

$$m_1(t) = N_e(t)e + N_i(t)i$$

$$m_2(t) = N_e(t)e^2 + N_i(t)i^2$$

と近似される。

初期条件および境界条件は

$$\text{IC} \quad f(y, s | x, s) = \delta(y - x) \quad (26)$$

$$\text{BC} \quad f(d, t | x, s) = 0 \quad (27)$$

$$\text{BC} \quad \left[-\left\{ m_1(t) - \frac{y}{\tau} \right\} f(y, t | x, s) \right. \\ \left. + \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial y} m_2(t) f(y, t | x, s) \right]_{y=r} = 0 \quad (28)$$

である。

初通過時刻密度関数は 2.2 節と同様に、確率の保存則より、

$$g(d, t | x, s) = -\frac{\partial}{\partial t} \int_r^d f(y, t | x, s) dy \quad (29)$$

Fig. 3 Transition probability density of forced type neuron, nonstationary case.

Fig. 4 First passage time density of forced type neuron, nonstationary case.

と求まる。

3.3 出力スパイク間隔密度関数

実際の神経細胞の活動を測定する場合に、しばしば周期的な刺激を与えてその応答を調べることがある⁷⁾。その際に計測される量は、出力スパイク間隔密度関数であって、初通過時刻密度関数ではない。

ここでは、神経細胞への PFM 情報が全体として周期的であるときに、出力スパイク間隔密度が初通過時刻密度関数を用いて構成できることを示す。

時刻 s における PFM の入力位相を φ_s とすると、初通過時刻密度関数について

$$q_{\varphi_s} = q(d, t+s | x, s) = q_{\varphi_0} = q(d, t | x, 0) \quad (30)$$

が成り立つ。右辺を $h_{\varphi}(d, t, x)$ と表わす。これは、NP の初期状態が x でそのときの位相が φ である場

合に、NP が閾値 d に達する時刻の密度関数である。この入力位相の出現確率密度関数を $q(\varphi)$ とすれば、出力スパイク間隔密度関数は

$$h(d, t, x) = \int_0^{2\pi} h_{\varphi}(d, t, x) q(\varphi) d\varphi \quad (31)$$

と表わされる。

$q(\varphi | \psi)$ を、1つ前の入力位相が ψ であったときに、 φ という入力位相をとる条件付き確率密度関数とすれば

$$q(\psi | \varphi) q(\varphi) = q(\varphi | \psi) q(\psi) \quad (32)$$

より、

$$q(\varphi) = 1 / \int_0^{2\pi} \frac{q(\varphi | \psi)}{q(\psi | \varphi)} d\psi \quad (33)$$

となる。

さらに、この $q(\varphi | \psi)$ は初通過時刻密度関数により、以下のように求まる。

まず

$$h_{\varphi}(d, t, x) \rightarrow \frac{T}{2\pi} h_{\varphi}(d, \gamma, x)$$

と、 t を位相角 γ に変換しておく。 T は PFM の周期である。

つぎのような関数を導入する。

$$\eta_{\varphi}(\alpha) = \sum_{k=0}^{\infty} \Theta^k \left[\frac{T}{2\pi} h_{\varphi}(d, 2k\pi + \alpha, x) u(2k\pi + \alpha) \right] \quad (34)$$

ただし、 Θ は h_{φ} を左に 2π ずらす演算子で、また

$$u(2k\pi + \alpha) = \begin{cases} 1 & 0 \leq \alpha < 2\pi \\ 0 & \text{それ以外のとき} \end{cases} \quad (35)$$

である。 $\eta_{\varphi}(\alpha)$ は、入力位相 ψ のときの初通過時刻密度関数それ自身を 2π ずつ左に推移させて総和をとったものであって、 α は γ の 2π による剰余である。

入力位相が ψ であって γ 進んだときに出力がスパイクされると、そのつぎのスパイクに対する入力位相 φ は、

$$\varphi = \begin{cases} \psi - \alpha & 0 \leq \alpha \leq \psi \\ 2\pi + \psi - \alpha & \psi < \alpha < 2\pi \end{cases} \quad (36)$$

であるから、

$$q(\varphi | \psi) = \begin{cases} \eta_{\varphi}(\psi - \varphi) & 0 \leq \varphi \leq \psi \\ \eta_{\varphi}(2\pi + \psi - \varphi) & \psi < \varphi < 2\pi \end{cases} \quad (37)$$

となる。

よって、(33), (34), (37) 式により、出力スパイク間隔密度関数 (31) 式が求まる。

数値解析的にこれを用いる際には、 $h_{\varphi}(d, t, x)$ および $q(\varphi | \psi)$ を φ, ψ について密には得られないので、 $q(\varphi)$ を

$$1 / \sum_{j=1}^n \frac{P_r(\varphi_j | \psi_j)}{P_r(\psi_j | \varphi_i)} \quad (38)$$

Fig. 5 First passage time densities with various phases.

Fig. 6 Density of input phase. Slender poles are the values from digital simulation using 4,000 sample paths and bold ones are the values approximated from first passage time densities of Fig. 5.

で近似する。ただし、 $P_r(\varphi_i|\psi_j)$ は、(34)、(37) 式において k を有限で打切ったのちに $q(\varphi|\psi)$ を離散値化したもので、

$$P_r(\varphi_i|\psi_j) = P_r\left(\varphi_i - \frac{\Delta\varphi}{2} \leq \varphi < \varphi_i + \frac{\Delta\varphi}{2} \middle| \psi_j\right) \quad (39)$$

$$\Delta\varphi = \Delta\psi = 2\pi/n$$

である。このとき(31)式は

$$\sum_{i=1}^n h\varphi_i(d, t, x) \bigg/ \sum_{j=1}^n \frac{P_r(\varphi_i|\psi_j)}{P_r(\psi_j|\varphi_i)} \quad (40)$$

で近似される。近似精度は k および n が大であるほどよいが、それほど大きな値を必要としないことが次節に示されている。

3.4 解析結果

Fig. 3 は正弦波による PFM 情報のある入力を加えたときの遷移確率密度関数で、(25)式の解である。

Fig. 7 Output spike interval density. Slender poles are the values from digital simulation using 4,000 sample paths and a curve is the value from first passage time densities of Fig. 5.

また Fig. 4 は、初通過時刻密度関数で (29) 式の解である。いずれも陽の差分法で求められた。黒点は (18) 式を満たす NP の見本過程を、指数乱数を用いて 5,000 本作り、それらより求めたもので (25)、(29) 式の解とよい一致がみられる。Fig. 4 においては、PFM 情報が初通過時刻密度関数の多峰性となって現われている。

Fig. 5 は、周期的 PFM 情報の位相を変えたときの初通過時刻密度関数を (29) 式より求めたものである。これによって $k=8$ として (34) 式を求め、(37) 式を得る。Fig. 6 はそれを用いて (38) 式を $n=5$ として求めたものと、4,000 本の見本過程による $q(\varphi)$ とを比較したものである。Fig. 7 は (38) 式を重みとして、(40) 式により出力スパイク間隔密度関数を近似構成したものである。4,000 本の見本過程によって得られたものと比較されているが、よく一致している。この出力スパイク間隔密度関数も PFM 情報の性質を表わす多峰形をしている。

4. あとがき

自発型神経細胞および強制型神経細胞における確率情報過程を、取扱った。どちらの種類の神経細胞についても、ニューロンポテンシャルの遷移確率密度関数および初通過時刻密度関数の方程式が求まり、さらに強制型については PFM 情報が周期的なときに出力スパイク間隔密度関数が定義される。しかし、いずれも時間領域での解析解を得ることは困難であって⁵⁾、ここでは主として数値解析を用いた。その結果、閾値が変化する場合や入力パルス列が PFM 情報をもつ場合についても神経細胞の活動を論じることができた。

とくに、強制型神経細胞への PFM 情報は、初通過時刻密度関数および出力スパイク間隔密度関数の多峰性となって現われることが示されたが、これは神経系

における情報処理に対する 1 つの示唆を与えている。

終わりに、日頃御指導いただく本学、高木純一教授
に心から感謝いたします。

参 考 文 献

- 1) Gerstein, G. L. and B. Mandelbrot: Random walk model for the spike activity of single neurons. *Biophys. J.*, **4**, 41/68 (1964)
- 2) Weiss, T. F.: A Model of the Peripheral Auditory System. *Kybernetik*, **3**, Heft 4, 153/175 (1966)
- 3) Gluss, B.: A model for neuron firing with exponential decay of potential resulting in diffusion equation for probability density. *Bull. Math. Biophys.*, **29**, 233/243 (1967)
- 4) Johannesma, P. I. M.: Diffusion Models for the Stochastic Activity of Neurons. *Neural Networks* (Edited by E. R. Caianiello), Springer (1968)
- 5) Capocelli, R. M. and L. M. Ricciardi: Diffusion Approximation and First Passage Time Problem for a Model Neuron. *Kybernetik*, **8**, Heft 6, 214/223 (1971)
- 6) 伊藤 清: 確率論, 304/305, 岩波 (1953)
- 7) Kiang, N. Y.-S., T. Watanabe, E. C. Thomas and L. F. Clark: Discharge Patterns of Single Fibers in the Cat's Auditory Nerve. M. I. T. Press (1965)
- 8) 磯, 矢嶋, 中山: 密度変調されたポアソンパルス列の性質. *医用電子と生体工学*, 第 9 巻, 第 6 号, 406/412 (1971)
- 9) Akizuki, K., K. Shirai and Y. Matsuyama: Behaviour of a Neuron with Pulse-frequency-modulated Inputs. *Proc. of AICA Symposium*, H 5-1/6, SATJ, Tokyo (1971)
- 10) Matsuyama, Y., K. Shirai and K. Akizuki: On stochastic dynamics of a neuron and a kind of neuron group. Regulation and control in physiological systems (Edited by A. S. Iberall and A. C. Guyton) ISA, Pittsburgh (1973)
- 11) Matsuyama, Y., K. Shirai and K. Akizuki: On some properties of stochastic information processes in neurons and neuron populations. *Kybernetik*, **11**, in press (1974)