

時系列の平滑化による生体情報の抽出

石井直宏・岩田彰・鈴木宣夫

名古屋工業大学情報工学科

(1980年9月5日 受理)

Extraction of Biological Information by Smoothing of Time Series

Naohiro ISHII, Akira IWATA and Nobuo SUZUMURA

Department of Information Engineering, Nagoya Institute of Technology

(Received September 5, 1980)

We often have problems how to extract the biological information from its system. The biological information is disturbed by the internal or external noises in the system. In this paper, a new method is developed to extract the biological information. First, we develop a bilateral exponential smoothing method as the preprocessing of the instantaneous rate of the neural time series. Next, we develop an extraction method which computes the position and the velocity contributed components in the neural cell response. Then we apply these methods to the analysis of the Purkinje cell in the cerebellum.

1. まえがき

生体情報の中で神経情報は確率的変動を伴う時系列情報として、とらえられる。このような時系列から真の信号成分を抽出するという問題が生じているが前もって時系列信号の構造および信号に重畳する雑音成分の構造がわからない場合が多い。従って有効な情報を抽出するために、同一の入力刺激を繰り返し与え、その系の出力応答を加算平均する方法が基本的な情報抽出の方法となっている。しかし生体系はくり返しの入力刺激により、系の内部状態が変わり、多数回の同一の刺激条件は望ましくない。そこで本研究は神経情報に含まれる信号成分を効率よく抽出するようなS/N比の高い抽出法が時系列の平滑化を行なうことによって実現できることを理論的に展開し、神経インパルス時系列へ適用した。このような平滑化手法の適用後に、生体情報の機能的な面の信号の抽出が可能となる。¹⁾

神経系の系の同定のため、周波数応答法がしばしば使われる。外界から光刺激を与え、神経系の視覚性の通路にあたる網膜および外側膝状体等の細胞および細胞群の神経インパルス時系列としての応答、²⁾ 脳波時系列とし

ての集合電位の応答が観測されている。また人間が台の上に直立し、台を正弦波状に変動させ、姿勢制御系の周波数特性を明らかにすることによって、正常人と疾患の人を分類しようとする試みなどがある。また神経系の機能の中で眼球運動に注目すれば、目の前の視標が正弦波状に変動するとき、眼球の追従特性がいかなるものか、その周波数特性が研究されて来た。³⁾ 以上のような研究は主に正弦波状刺激に対し、神経系がどのように応答するかを調べるため、入力刺激と観測値から系の利得と位相が算出され、その系の特性が論じられる。このような正弦波状刺激は、系の同定のための基本的な方法論であるが、系の内部要素との関連性を論ずる場合、必ずしも直接的な情報を与えるものではない。光刺激の強さによる正弦波変動の場合、刺激の強度が時間的に変化するような入力およびその値を微分した強度の時間に対する変化率もその刺激情報に含まれている。また眼球運動の場合、眼球の位置の成分および眼球の速度の成分がその情報に含まれている。このような正弦波入力に対する神経系の応答の中に位置成分および速度成分がどのように含まれているかを明らかに出来るならば、周波数応答法では得られない情報を付加することになる。そこで本研究では、系の応答に含まれる位置および速度成分の抽出法

を新たに展開し、実際の神経細胞の時系列データへこの手法を適用し、その有効性を検討した。さらに系の入力に対する出力の遅れ時間の推定法についても、そのアルゴリズムを示した。

2. 時系列の平滑化

時刻 t における雑音の重畳したデータを x_t とする。系の入力刺激に対する真の応答を S_t とし、かつ時間不変系とする。いま入力刺激の周期を T 時間とし、応答のデータを $T/(2N+1)$ ごとにサンプリングする。ここで N は正整数である。入力刺激が周期的であることから

$$X_{t,i} = x_{t+(i-1)h}, \quad h = \frac{T}{2N+1}, \quad i=1, 2, \dots, M \quad (1)$$

とおく。また

$$x_{t,i} = S_t + n_{t,i} = S_t + n_{t,i} \quad (2)$$

と表わす。ここで $n_{t,i}$ は i 周期目の刺激に対する t 時刻の雑音分で真の応答 S_t との間に以下の関係を仮定しておく。いま同じ時刻 t で

$$E(n_{t,i}) = \frac{1}{M} \sum_{j=1}^M n_{t,i} = \mu_{n,t} \quad (3)$$

$$E(n_{t,i}^2) = \frac{1}{M} \sum_{j=1}^M (n_{t,i} - \mu_{n,t})^2 = \sigma_n^2 \quad (4)$$

雑音成分 $n_{t,i}$ は信号 S_t に比べ高い周波数にあるとし、かつ $(n_{t,i} - \mu_{n,t})$ の値が正、負をとり、時間平均を——で表わすと、

$$\overline{(n_{t,i} - \mu_{n,t}) S_{t-j}} \simeq \overline{S_{t-j} (n_{t,i} - \mu_{n,t})} \simeq 0 \quad (5)$$

となる。さらに雑音の相関がないとすれば(6)式

$$\overline{(n_{t,i} - \mu_{n,t}) (n_{t,j} - \mu_{n,t})} \simeq 0 \quad (6)$$

となる。(6)式の $\mu_{n,t}$ は(3)式と同じであり、ここではエルゴード性を仮定している。入力刺激回数 M が十分大のとき、

$$\frac{1}{M} (x_{t,1} + x_{t,2} + \dots + x_{t,M}) \simeq S_t \quad (7)$$

である。しかし生物系の入力刺激として M を必ずしも大きくとれない場合、以下に述べるデータ時系列の平滑化の役割は大きい。

上述の仮定のもとで、短時間のデータを局所定常時系列 $\{x_t\}$ と見なし、片側平滑化関数⁴⁾を導入する。

$$S_t(x) = \alpha x_t + \beta S_{t-1}(x), \quad \beta = 1 - \alpha \quad (8)$$

である。 $S_t(x)$ は時刻 t の x_t の平滑化の値を表わす。さらに係数 α, β で $0 < \beta < 1$ である。(8)式は直ちに

$$S_t(x) = \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \quad (9)$$

の形で表わされる。さて(9)式の指数平滑化関数の係数 α (β) を推定するため次のような平均2乗誤差MSEを考える。

$$MSE = \frac{1}{2N+1} \sum_{t=-N}^N (S_t - \hat{x}_t)^2 \quad (10)$$

ここで $\hat{x}_t = S_t(x)$ である。十分大きな M に対し(10)式は

$$\frac{1}{2N+1} \sum_{t=-N}^N \left\{ \frac{1}{M} (x_{t,1} + x_{t,2} + \dots + x_{t,M}) - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \right\}^2 \quad (11)$$

ここで $\tau > 0$ の時は、 x_t の予測平滑化を意味する。(11)

式は時間平均

$$\frac{1}{M} \sum_{j,k=1}^M \overline{\left(x_{t,j} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \right) \left(x_{t,k} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \right)} \quad (12)$$

で表わされる。ここで

$$x_{t,K} = x_{t,1} - (n_{t,K} - n_{t,1}) = x_t + \delta_{t,K} \quad (13)$$

すなわち $\delta_{t,K} = n_{t,1} - n_{t,K}$, $K=1, 2, \dots, M$

を使って、(12)式は

$$\begin{aligned} & \overline{\left(x_t - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \right)^2} + \frac{2}{M} \overline{\left(x_t - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \right) (\delta_{t,2} + \delta_{t,3} + \dots + \delta_{t,M})} \\ & + \frac{1}{M^2} \sum_{j,k=2}^M \overline{\delta_{t,j} \delta_{t,k}} \end{aligned} \quad (14)$$

しかるに(14)式の第3項目は、条件の(3)、(4)式とエルゴード性から

$$\begin{aligned} \overline{\delta_{t,i} \delta_{t,K}} &= \overline{(n_{t,1} - n_{t,K}) (n_{t,1} - n_{t,j})} \\ &= (\sigma_n^2 + \mu_{n,t}^2) + (\mu_{n,t}^2 + \sigma_n^2 \delta_{K,j}) - (\mu_{n,t}^2 + \sigma_n^2 \delta_{1,K}) \\ &\quad - (\mu_{n,t}^2 + \sigma_n^2 \delta_{1,j}) \end{aligned}$$

ここで上式は $K=j \neq 1$ なら $2\sigma_n^2$, $K \neq j+j$ なら σ_n^2 , $K=j=1$ なら0となる。よって(14)式の第3項目の評価として、せいぜい

$$\frac{2(M-1)}{M^2} \sigma_n^2 \sim \frac{2}{M} \sigma_n^2 \quad (15)$$

十分大きな M に対し(15)式は省略できる。次に(14)式の第2項目の中で

$$\begin{aligned} (\delta_{t,2} + \delta_{t,3} + \dots + \delta_{t,M}) &= \sum_{j=2}^M n_{t,j} - (M-1)n_{t,1} \\ &= (M-1)\mu_{n,t} - (M-1)n_{t,1} \equiv (M-1)\xi_{t,11} \end{aligned} \quad (16)$$

とおく。さらに時系列 $\{x_t\}$ を実現するデータ系列として $x_t = x_{t,1}$ を代入する、すなわち

$$x_{t-n} = S_{t-n} + n_{t-n,1}$$

とおくと、(14)式の第2項目は(16)式を使って、

$$\begin{aligned} & \frac{2}{M} \overline{\left(x_t - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \right) \{ (M-1)\xi_{t,11} \}} = \frac{2}{M} \overline{\left(x_{t,1} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n,1} \right) \{ (M-1)\xi_{t,11} \}} \\ &= \frac{2(M-1)}{M} \cdot \overline{\xi_{t,11} (S_t + n_{t,1} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n S_{t-n} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n n_{t-n,1})} \\ &= \frac{2(M-1)}{M} \left\{ \overline{\xi_{t,11} \cdot S_t} - (1-\alpha) \cdot \sigma_n^2 - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n \overline{\xi_{t,11} \cdot S_{t-n}} \right. \\ & \quad \left. - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n \overline{\xi_{t,11} \cdot n_{t-n,1}} \right\} \end{aligned} \quad (17)$$

(17)式の括弧の中の第1項目と第3項目は雑音成分 $\{n_{t,1}\}$ が正負の値をとり、真の応答 S_t に比べ高い周波数成分を有しているという仮定のもとに(5)式より省略され

る。次に(7)式の括弧の中の第4項目は(6)式を使うと同様に省略される。よって(7)式は

$$-2(1-\alpha)\sigma_n^2 = -2\beta\sigma^2 \quad (8)$$

となる。最後に(4)式の第1項の評価を行なう。 $\{x_i\}$ を実現する系列として、 $x_i = x_{i,1}$ を考えると、

$$\begin{aligned} (x_i - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{i-n-\tau})^2 &= (x_{i,1} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{i-n-\tau,1})^2 \quad (9) \\ x_{i,1} &= S_i + n_{i,1} \text{ を代入すると (20)式は} \\ &= (S_{i,1} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n S_{i-n-\tau} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n n_{i-n-\tau,1})^2 \\ &= (S_i - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n S_{i-n-\tau})^2 + (n_{i,1} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n n_{i-n-\tau,1})^2 \\ &\quad - 2(S_i - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n S_{i-n-\tau})(n_{i,1} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n n_{i-n-\tau,1}) \quad (20) \end{aligned}$$

ここで、一般性を失うことなく、 $\tau=0$ のときについて考察すれば、(20)式は

$$\begin{aligned} &\overline{S_i^2} + \alpha^2 \left(\frac{1}{1-\beta^2} \right) \overline{S_i^2} + \left\{ 2\alpha^2 \left(\frac{\beta}{1-\beta^2} \right) R_{ss}(1) \right. \\ &\quad + 2\alpha^2 \left(\frac{\beta}{1-\beta^2} \right) R_{ss}(2) + 2\alpha^2 \left(\frac{\beta}{1-\beta^2} \right) R_{ss}(3) + \dots \} \\ &\quad - 2\alpha S_i^2 - 2\alpha\beta^2 R_{ss}(1) - 2\alpha\beta^4 R_{ss}(2) - \dots + \overline{n_{i,1}^2} \\ &\quad + (\alpha^2 \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{l=0}^{\infty} \beta^{n+l} n_{i-n,1}) - 2n_{i,1} (\alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n n_{i-n,1}) \\ &= \frac{2\beta}{(1+\beta)} \overline{S_i^2} - \frac{2\alpha\beta^2}{(1+\beta)} R_{ss}(1) - \frac{2\alpha\beta^3}{(1+\beta)} R_{ss}(2) - \frac{2\alpha\beta^4}{(1+\beta)} R_{ss}(3) \\ &\quad - \dots + \frac{2\beta}{(1+\beta)} \overline{n_{i,1}^2} \quad (21) \end{aligned}$$

ここで

$$R_{ss}(j) = \overline{S_i \cdot S_{i+j}}$$

を表わす。一般に $R_{ss}(i) \leq \overline{S_i^2}$ が成立するから、

$$\begin{aligned} (21)式 &\geq \frac{2\beta}{(1+\beta)} \overline{S_i^2} - \frac{2\alpha\beta^2}{(1+\beta)(1-\beta)} \overline{S_i^2} + \frac{2\beta}{(1+\beta)} \overline{n_{i,1}^2} \\ &= \frac{2\alpha\beta}{(1+\beta)} \overline{S_i^2} + \frac{2\beta}{(1+\beta)} \overline{n_{i,1}^2} = \frac{2\alpha\beta}{(1+\beta)} \sigma_s^2 + \frac{2\beta}{(1+\beta)} (\sigma_n^2 + \mu_{n,1}^2) \quad (22) \end{aligned}$$

(22)式で $\overline{S_i^2} = \sigma_s^2$ とおいた。(22)式は $\sigma_s^2 \gg \sigma_n^2$, $\mu_{n,1}^2$ とすれば、ほとんど $\{2\alpha\beta/(1+\beta)\}\sigma_s^2$ となる。

ここで、(15)、(18)および(22)式の雑音部分をまとめると、

$$\frac{-2\beta(1+\beta)\sigma_n^2 + 2\beta(\sigma_n^2 + \mu_{n,1}^2)}{(1+\beta)} = \frac{2\beta\mu_{n,1}^2 - 2\beta^2\sigma_n^2}{(1+\beta)}$$

以上より $\sigma_s^2 \gg \sigma_n^2$, $\mu_{n,1}^2$ の条件のもとでは、(4)式の条1項目が大きく寄与する。そこで与えられたデータから、(9)式における係数 $\alpha (=1-\beta)$ の最適値を算出するように、(4)式の条1項を展開する。

$$\begin{aligned} \frac{d(\text{MSE})}{(\sigma_s^2) d\beta} &\simeq \frac{d(x_{i,1} - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{i-n-\tau,1})^2}{(\sigma_s^2) d\beta} \\ &= \frac{2}{(\sigma_s^2) (1+\beta)^2} \left[-1 + (1+\beta)^2 \sum_{K=0}^{\infty} \beta^{K-1} \{ (K+1)\beta - K \} \right. \\ &\quad \left. R_{xx}(K+\tau) + \sum_{K=1}^{\infty} \beta^{K-1} \{ K - 2\beta - \beta^2 K \} R_{xx}(K) \right] \quad (23) \end{aligned}$$

となる。ここで $R_{xx}(K)$ は遅れ K の自己相関関数を表わす。最適な件数値 $\beta (=1-\alpha)$ は(23)式を0とおいて、算出することができる。次にこのような指数平滑化がSN比として、どのぐらいの改善になるかを調べる。通常、信号+雑音の平均加算は

$$x_{i,1} = S(t) + n_{i,1}$$

とすれば、 M 回の加算し、平均をとると、

$$\frac{1}{M} \sum_i x_{i,1} = S(t) + \frac{1}{M} \sum_i n_{i,1}$$

$\frac{1}{M} \sum_i n_{i,1}$ の標準偏差は σ/\sqrt{M} となる。ここで σ^2 は $\{n_i\}$ の分散でSN比は

$$\begin{aligned} \text{SNR} | M \text{回のくり返し} &= \frac{S(t)}{\sigma/\sqrt{M}} = \sqrt{M} \frac{S(t)}{\sigma} \\ &= \sqrt{M} \text{SNR} | 1 \text{回の値のみ} \quad (24) \end{aligned}$$

しかるに、上で述べた仮定のもとに平滑化の後の雑音の分散を求めると、

$$E[(x_i - \bar{x}_i)^2] = E[(S_i - \bar{S}_i)^2] + E[(n_i - \bar{n}_i)^2] \quad (25)$$

(9)式を(25)式へ代入し、右辺の第2項を計算すると、

$$\alpha^2 (1 + \beta^2 + \beta^4 + \beta^6 + \dots) \sigma_n^2 = \frac{\alpha}{1+\beta} \sigma_n^2$$

となる。従って平滑後 M 回加算平均したSN比は

$$\begin{aligned} \text{SNR} | \text{平滑後 } M \text{回加算平均} &= \sqrt{\frac{1+\beta}{\alpha}} M \cdot \text{SNR} | 1 \text{回の値のみ} \quad (26) \end{aligned}$$

となる。単純に加算した場合 SN比 \sqrt{M} 倍に比べ $\sqrt{\frac{1+\beta}{\alpha}} M$ 倍に増加している。

次に、このような指数平滑化の特性がいかなるものか、検討する。まず(9)式の値 $S_i(t) = y_i$ とおき、両辺を Z 変換すると

$$Y(Z) = \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n Z^{-n} X(Z) \quad (27)$$

となる。(27)式より、この片側平滑化関数の伝達関数 $H(z)$ を求めてみると、

$$H(Z) = \frac{Y(Z)}{X(Z)} = \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \left(\frac{\beta}{Z} \right)^n = \frac{\alpha Z}{Z - \beta} \quad (28)$$

ここで T' をデータ時系のサンプリング周期とし、 $Z = e^{j\omega T'}$ とおくことによって

$$H(e^{j\omega T'}) = \frac{\alpha (\cos(\omega T') + j \sin(\omega T'))}{\{\cos(T') - \beta\} + j \sin(T')} \quad (29)$$

(29)式の利得と低相特性を図1(a)と(b)に示す。

図1(a)、(b)は片側指数平滑化の係数 α が小さいと、高い周波数の信号成分に対し利得が減少すること、また全体の周波数値域で低相の遅れを示している。神経系のデータ処理では、刺激に対する応答の時間遅れが、きわめて重要な情報を有しており、本研究での低置情報と速度情報の抽出の場合にも、データ処理による低相遅れは避け

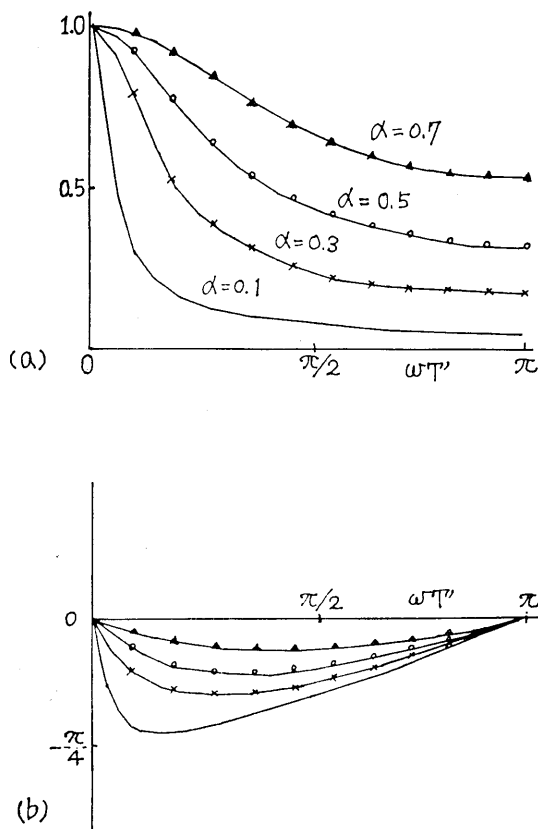


Fig. 1 Gain and phase characteristics of an exponential smoothing function; (a) gain and (b) phase characteristics.

たい。一方応答の信号の成分に伴うノイズの高い周波数成分の除去のためには、ノイズがもつ周波数帯域の利得の減少は望ましいことである。

本研究では平滑化データ処理による位相遅れを避ける

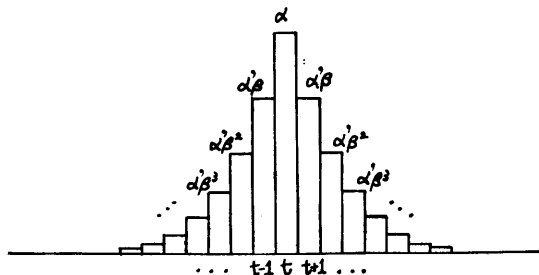


Fig. 2 Schematic diagram of a bilateral smoothing function.

ため、両側指数平滑化関数を新たに定義した。

$$S_i(x) = \frac{\alpha}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{i-n} + \frac{\alpha}{2} \sum_{m=0}^{\infty} \beta^m x_{i+m} \quad (30)$$

ここで $\beta = 1 - \alpha$ であり、 $S_i(x)$ は x_i の平滑化した値を表す。 (30) 式のデータに対する重みづけの模式図を図 2 に示す。ここで $\alpha' = \alpha/2$ である。

さて (30) 式の $S_i(x)y_i$ において、両辺を Z 変換すると、

$$Y(Z) = -\frac{\alpha}{2} \left(\frac{1}{1 + \left(\frac{\beta}{Z}\right)} + \frac{1}{1 - \beta Z} \right) \quad (31)$$

従って (31) 式より伝達関数は

$$H(e^{j\omega T'}) = \frac{\alpha}{2} \left(\frac{1}{1 - \frac{\beta}{\cos(\omega T') + j\sin(\omega T')}} + \frac{1}{1 - \beta \{\cos(\omega T') + j\sin(\omega T')\}} \right) \quad (32)$$

(32) 式の利得の特性を図 3 に示す。

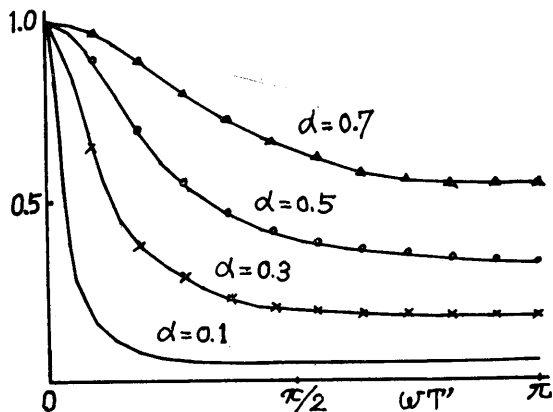


Fig. 3 Gain characteristics of a bilateral smoothing function.

両側指数平滑化関数の利得特性 (図 3) と片側指数平滑化関数の利得特性 (図 1(a)) を比べると、 α の値が大きいとはほぼ等しい特性であるが、 α の値が小さいと高い周波数成分のデータに対し、両側指数平滑化関数の方が利得の値が早く減衰することが示されている。 (32) 式の両側指数平滑化の最大の利点は位相異遅れがほとんどなくなることである。これは (30) 式からわかるように片側平滑化による位相遅れが、もう一方の片側からの位相進みと相殺されることによる。 (30) 式を使って両側指数平滑化関数の係数 $\alpha(\beta)$ を推定するため、次のような平均 2 乗誤差 (MSE) を考える。

$$\text{MSE} = \left(x_i - \frac{\alpha}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{i-n} - \frac{\alpha}{2} \sum_{m=0}^{\infty} \beta^m x_{i+m} \right)^2 \quad (33)$$

(33) 式は次のように展開される。

$$\overline{x_i^2} + \frac{\alpha^2}{4} \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{l=0}^{\infty} \beta^{n+l} (x_{i-n-l}, x_{i-l-l})$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{\alpha^2}{4} \sum_{m=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \beta^{m+j} (x_{i+m+\tau} \cdot x_{i+j+\tau}) - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n (x_i \cdot x_{i-n-\tau}) \\
& - \alpha \sum_{m=0}^{\infty} \beta^m (x_i \cdot x_{i+m+\tau}) + \frac{\alpha^2}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{m=0}^{\infty} \beta^{n+m} (x_{i-n-\tau} \cdot x_{i+m+\tau})
\end{aligned}
\quad (34)$$

ここで(34)式の第2項目で $n-l=K$, 第3項目で $m-j=K$ および第6項目で $n-m=K$ と変数変換を行なう。その結果(34)式は(35)式のように書き換えられる。

$$\begin{aligned}
& \sigma_x^2 + \frac{\alpha}{2} \frac{\sigma_x^2}{(1+\beta)} + \alpha \sum_{K=1}^{\infty} \frac{\beta^K}{(1+\beta)} R_{xx}(K) \sigma_x^2 \\
& - \alpha \sum_{K=0}^{\infty} \beta^K R_{xx}(K+\tau) \sigma_x^2 + \frac{\alpha^2}{2} \sum_{K=1}^{\infty} (K+1) \beta^K R_{xx}(K+2\tau) \sigma_x^2
\end{aligned}
\quad (35)$$

片側指数平滑化の場合と比較すると(35)式の最後の項が多いことになる。本研究のような雑音成分 $\{n_i\}$ が高い周波数成分からなり、さらに係数 α の値が小さいような場合(35)式の第5項目の係数は $\sigma^2/2$ のオーダーであることから、省略することにする。したがって(35)式の β による微分は

$$\begin{aligned}
\frac{d(\text{MSE})}{d\beta} & \simeq \frac{d}{d\beta} \left\{ \sigma_x^2 + \frac{\alpha}{2} \frac{\sigma_x^2}{(1+\beta)} \right. \\
& \left. + \alpha \sum_{K=1}^{\infty} \frac{\beta^K}{(1+\beta)} R_{xx}(K) \sigma_x^2 - 2\alpha \sum_{K=0}^{\infty} \beta^K R_{xx}(K+\tau) \sigma_x^2 \right\}
\end{aligned}
\quad (36)$$

と見なすことができる。従って図2のような両方向性の指数平滑化の重み α が比較的小さい値の時、(36)式は一方方向性の指数平滑化の場合と等しい。

図4は、動物実験で動物の眼前の指標が水平方向に正弦波状に過動するとき、眼球がその視標に追従していく様子を示している。図4の実線の(b)が視標の動きを示し、実線の(a)が視標に追従した眼球運動を示す。さらに同分に、小脳のプルキン工細胞から取られた神経インパルス系列の瞬時周波数を実線(c)で示している。

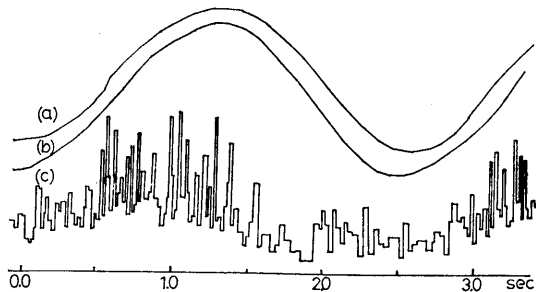


Fig. 4 Eye movement and the instantaneous rate of the neural impulse sequence.

図4(c)のようにインパルス瞬時周波数の時系列の変動はきわめて大きい。そこで上に展開した方法論を適用し、両方向性の指数平滑化による最適な重み $\alpha (=1-\beta)$ を算出するため、時系列 $\{x_i\}$ の自己相関関数 $R_{xx}(\tau)$ を図5に示す。

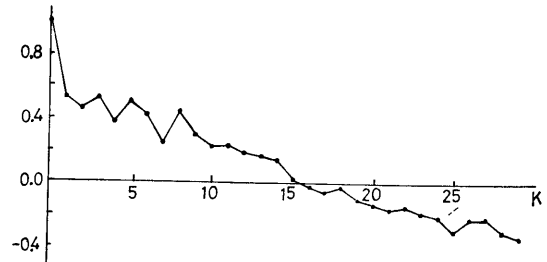


Fig. 5 Autocorrelation of the instantaneous rate of the impulse sequence.

図5の $R_{xx}(\tau)$ は図4(c)の瞬時周波数のデータから算出したものである。次に図6に、最適な重み $\alpha (=1-\beta)$ が(36)式の $\{d(\text{MSE})/d\beta\}=0$ より数値的に解いた結果を示す。軸の K は自己相関関数 $R_{xx}(K)$ の次数を示す。

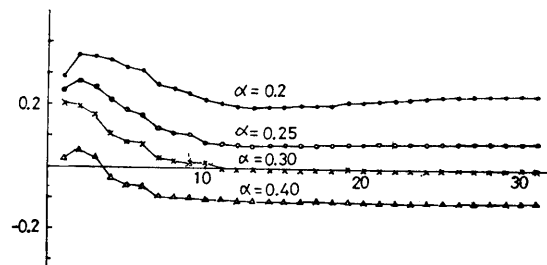


Fig. 6 Plots of numerical values of equation (36).

図6から、指数平滑化のための重み係数は $\beta=0.65 \sim 0.75$, 従って $\alpha=0.25 \sim 0.35$ の値となる。そこで図4(c)のインパルス瞬時周波数のデータに $\alpha=0.3$ の両側指

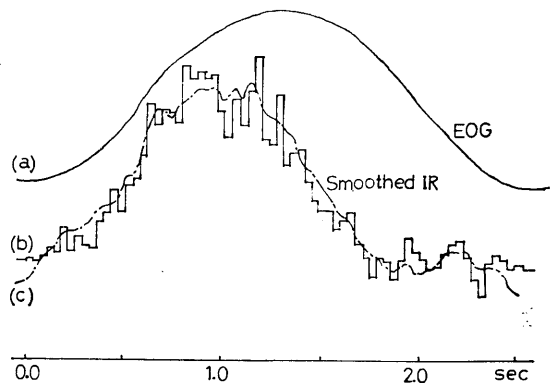


Fig. 7 Smoothing of the instantaneous rate of the neural impulse sequence.

数平滑化を行ない4周期分のデータの加算平均したものを図7の(c)に示す。図7の(b)は両側平滑化なしの生のデータの10周期分の加算平均値を示す。図7 (a)は眼筋電図である。

従来方法として、単に加算平均として図7(b)に比べ、両方向性の最適な重み係数 α で指数平滑化された結果はなめらかであり、ほぼ同じSN比を示すものである。

3. 位置および速度情報の抽出

一般に系が線形であれば、正弦波状刺激に対する系の応答によって、その動作特性が利得および位相の関係として、とらえられる。ここで正弦波状の刺激の成分を分解してみると、その中に位置の成分、速度および加速度等の成分が含まれている。これらの成分に対して系の応答の出力が各々どれ程含まれているかということに関して、周波数応答の結果だけからでは、その定量的な値は得られない。本研究では、正弦波状の刺激に対して、その系の応答がほとんど位置と速度の成分から成り立っている様な場合について、各々の成分の情報の抽出のための方法論を新たに展開した。

眼球運動に関する運動神経細胞の活動が

$$IR(t) = K(\theta(t) - \theta_0) + R \cdot \frac{d\theta(t)}{dt} \quad (37)$$

で与えられることが実験的に証明された。ここで $IR(t)$ は神経インパルス系列の瞬時周波数であり、 $\theta(t)$ は眼球運動の位置の成分を眼筋電図で計測したものである。 θ_0 は眼球運動の位置の初期値である。また $d(\theta(t))/dt$ は眼球運動の速度を表わす。さらに K と R は位置および速度成分の各々の係数を表わす。

神経系の組織である筋紡錘に外部から張力を加え、その結果筋のインパルス活動の位置に対する(筋紡錘の長さ)応答および速度に対する(筋紡錘の変化の割合)応答を明らかにしようとする研究がする。その実験結果から

$$f - f_0 = K\Delta L + g \cdot \frac{d(\Delta L)}{dt} + h \cdot \Delta L \quad (38)$$

が示されている。ここで f は神経インパルス系列の瞬時周波数、 f_0 は張力が無い場合の f の値、 ΔL は外部から加える張力による筋の長さの変化分、 $d(\Delta L)/dt$ は筋の長さの時間あたりの変化分を表わす。 K , g および h は係数で、 $K\Delta L$ は位置成分に対する応答の寄与、 $gd(\Delta L)/dt$ は速度成分に対する応答の寄与、 $h\Delta L$ はきわめて遅い成分に対する応答の寄与の3つの要因に分けられる。

さて運動神経細胞を制御する小脳のプルキンエ細胞の活動は眼球の左(右)方向から右(左)方向への水平運

動に対し発火の頻度が多く、逆に右(左)方向から左(右)方向への発火頻度が少ない。このようなプルキンエ細胞の活動の方程式は左(右)方向から右(左)方向に対し、

$$IR(t) = K(\theta(t) - \theta_0) + R \frac{d\theta(t)}{dt} + \delta(t) \quad (0 \leq t \leq \frac{T}{2}) \quad (39)$$

ここで T は1周期の水平運動の時間である。右(左)方向から左(右)方向に対して

$$IR(t) = K(\theta(t) - \theta_0) + \delta(t) \quad (\frac{T}{2} < t \leq T) \quad (40)$$

となる実験結果が示されている^{5),6)}。ここで $\delta(t)$ は細胞の自発活動を含む背景活動であり、時刻 t に無関係に一定の値をとる。ここでの水平方向の正弦波状の眼球運動は

$$\theta(t) = a \sin(\omega t - \frac{T}{2}) \quad (41)$$

で与えられる。 a は振幅を表わす。また正弦波の一周期の時間 $W = 2\pi/\omega$ で与えられる。神経インパルス系列の瞬時周波数の平滑操作後の値 $IR(t)$ と(39), (40)式のモデルと考えは場合の値 $IR(t)$ の差の平均二乗誤差は

$$\begin{aligned} \text{MSE} &= \frac{1}{T} \int_0^T (IR(t) - IR(t))^2 dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - R \frac{d\theta(t)}{dt} - \delta(t) \right\}^2 dt \\ &\quad + \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - \delta(t) \}^2 dt \quad (42) \end{aligned}$$

で与えられる。モデルの式(39)と(40)式の K と R を推定するため、 K と R で微分すると、

$$\begin{aligned} \frac{\partial(\text{MSE})}{\partial K} &= -\frac{2}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ \left[IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - R \frac{d\theta(t)}{dt} - \delta(t) \right] (\theta(t) - \theta_0) \right\} dt \\ &\quad + \frac{2}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{ [IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - \delta(t)] (\theta(t) - \theta_0) \} dt \quad (43) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial(\text{MSE})}{\partial R} &= -\frac{2}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ \left[IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - R \frac{d\theta(t)}{dt} - \delta(t) \right] \frac{d\theta(t)}{dt} \right\} dt \quad (44) \end{aligned}$$

(43)式で $\partial(\text{MSE})/\partial K = 0$ とすると、

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_0^T IR(t) (\theta(t) - \theta_0) dt &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ \left[K(\theta(t) - \theta_0) + R \frac{d\theta(t)}{dt} + \delta(t) \right] (\theta(t) - \theta_0) \right\} dt \\ &\quad + \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{ [K(\theta(t) - \theta_0) + \delta(t)] (\theta(t) - \theta_0) \} dt \quad (45) \end{aligned}$$

さて $IR(t)$ とそのモデルの値 $IR(t)$ とほぼ等しい値とのおくとき、 $IR(t)$ の時間平均は(43)と(44)式より、

$$\overline{IR(t)} \simeq -K\theta_0 + \delta(t) + \eta \quad (46)$$

となる。ここで η は次の様に与えられる。まず

$$\theta(t) = a \sin(\omega t - \pi/2)$$

であるから、その $d\theta(t)/dt$ の一周期分($T = 2\pi/\omega$)の平均値は(45)式の $d\theta(t)/dt$ が一方向性($0 \leq t \leq T/2$)にあ

るときのみ、 $IR(t)$ に寄与する性質から

$$\eta = -\frac{R}{T} \int_0^{\pi/\omega} a\omega \cos\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) dt = -\frac{2a}{T} R \quad (47)$$

また、このとき時間平均

$$\overline{\theta(t) - \theta_0} = -\theta_0 \quad (48)$$

となることは明らか。47式、47式、48式より、

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \theta(t) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ K(\theta^2 t) + R \frac{d\theta(t)}{dt} \right\} \theta(t) dt + \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \\ & \quad K\theta(t) \cdot \theta(t) dt \end{aligned} \quad (49)$$

となる。次に44式で $\{\partial(\text{MSE})/\partial R\} = 0$ とおくことにより、

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} IR(t) \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt = \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ K(\theta(t) - \theta_0) \right. \\ & \quad \left. + R \frac{d\theta(t)}{dt} + \delta(t) \right\} \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt \end{aligned} \quad (50)$$

が成立する。47式、48式、50式

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ K\theta(t) + R \cdot \frac{d\theta(t)}{dt} \right\} \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt \end{aligned} \quad (51)$$

となる。50式と51式は K と R を求める連立方程式となる。ここでは K と R を簡単に算出する相関方程式を導出する。まず $\theta(t) \sin(\omega t - \pi/2)$ であるから、49式の左辺の定数 η は、一周期 T の積分で消去される。すなわち、

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} a \sin(\omega t - \pi/2) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)}\} a \sin(\omega t - \pi/2) dt \end{aligned} \quad (52)$$

となる。ここで

$$\begin{aligned} \frac{d\theta(t)}{dt} &= a\omega \sin \omega t \quad (0 \leq t \leq \frac{T}{2}) \\ &= 0 \quad (\frac{T}{2} < t \leq T) \end{aligned}$$

であるが、 $d\theta(t)/dt$ とは定義域が異なる $d\theta(t)/dt$ を

$$\frac{d\theta(t)}{dt} = a\omega \sin \omega t \quad (0 \leq t \leq T)$$

と定義する。 $0 \leq t \leq T/2$ では

$$\frac{d\theta(t)}{dt} = \frac{d\theta(t)}{dt} \quad \text{が成立する。その結果}$$

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt \\ & \quad + \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt \end{aligned} \quad (53)$$

53式の第2項目は $IR(t)$ と $\overline{IR(t)}$ がほぼ等しい値と見なすとき、40式と40式より、

$$\frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} K\theta(t) \cdot \left(\frac{d\theta(t)}{dt} \right) dt = \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{Ka \sin$$

$$\left(\omega t - \frac{\pi}{2} \right) \cdot a\omega \sin \omega t\} dt = 0$$

従って53式の第1項目が残り、51式と等しい。53式の左辺は52式を導いたと同様な関係が成立し、

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} (a\omega \sin \omega t) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)}\} (a\omega \sin \omega t) dt \end{aligned} \quad (54)$$

52式と54式は1つの方程式にまとめることが出来て、49式、50式と53式を使って

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)}\} \theta(t + \tau) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ Ka \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) + Ra\omega \cos\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) \right\} \\ & \quad a \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2} + \tau\right) dt \\ & \quad + \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} Ka \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) a \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2} + \tau\right) dt \\ &= \frac{Ka^2}{2} \cos(\omega\tau) + \frac{Ra^2\omega}{4} \sin(\omega\tau) \end{aligned} \quad (55)$$

となる。55式をここでは相関方程式と呼ぶことにする。

55式で $\tau = 0$ とおくと、49式に等しくなり、 $\tau = \pi/2\omega$ とおくと、51式に等しくなる。

さらに

$$\overline{\theta(t)^2} = \frac{a^2}{2}$$

となる。従って55式は

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T \cdot \overline{\theta(t)^2}} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)}\} \theta(t + \tau) dt \\ &= K \cos(\omega\tau) + \frac{R}{2} \omega \sin(\omega\tau) \end{aligned} \quad (56)$$

となる。56式より実際に正弦波状刺激に対する位置の成分の係数 K が $\tau = 0$ とおくことにより求められる。すなわち

$$K = \frac{1}{T \cdot \overline{\theta(t)^2}} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)}\} dt \quad (57)$$

同様に正弦波状刺激に対する速度の成分の係数 R は、まず $\omega\tau = (\pi/2)$ が成立する、すなわち56式で

$$\tau = -\frac{\pi}{2\omega}$$

とおくことにより、

$$R = -\frac{2}{\omega T \overline{\theta(t)^2}} \int_0^{2\pi/\omega} \{IR(t) - \overline{IR(t)}\} \cdot \theta\left(t + \frac{\pi}{2\omega}\right) dt \quad (58)$$

のように求められる。このようにして得られた K と R の値から、各々の成分の寄与、すなわち

正弦波状刺激による位置成分の寄与 $= K\theta(t)$

正弦波状刺激による速度成分の寄与 $= R \cdot \frac{d\theta(t)}{dt}$ 59

が得られる。さて、はじめの方程式の53式と40式にもどり、自発活動となる $\delta(t)$ および初期条件としての θ_0 の項が常数項となるので、これらをひとまとめにして、背

景活動項として算出したい。(39)式と(40)式の中では

$-K\theta_0 + \delta(t)$ が背景活動となる。(46)式と(47)式より、背景活動は

$$\begin{aligned} -K\theta_0 + \delta(t) &= \overline{IR(t)} - \eta \\ &= \overline{IR(t)} - \frac{2a}{T}R \end{aligned} \quad (60)$$

となり(40)式の右辺の R は(58)式かな得られた値を使う。ここまで述べて来たことは、最小二乗法により、系の位置成分および速度成分の寄与を観測時系列へ適合させる考え方であり、適合の誤差の評価も考えねばならない。そこで次式のような評価式が考えられる。

$$\begin{aligned} \epsilon(t) &= (IR(t) - \overline{IR(t)})^2 = \left\{ IR(t) - K\theta(t) \right. \\ &\quad \left. - R \frac{d\theta(t)}{dt} - \overline{IR(t)} + \left(\frac{Ra}{T} \right) \right\}^2 \end{aligned} \quad (61)$$

本研究で示すような正弦波状の刺激に対し、図4のように視標に対し、ほとんど正確に眼球運動が追従していく場合、これらの刺激は眼球運動の位置成分とその速度成分に分解される。このとき眼球運動の位置成分と神経インパルス瞬時周波数の位相差の検出が大切な場合がある。そこで、これらの位相差を表わす最大値が上で算出した係数 K と R から容易に計算できることを示す。眼球運動の位置成分 $\theta(t)$ とインパルス瞬時周波数 $IR(t)$ の位相差は

$$\begin{aligned} \text{Max}_{(\tau)} \frac{1}{T} \int_0^T \frac{\{IR(t) - \overline{IR(t)}\} \{\theta(t+\tau) - \theta(t)\}}{\sqrt{IR(t)^2} \sqrt{\theta(t)^2}} dt \\ = \text{Max}_{(\tau)} \frac{\frac{Ka^2}{2} \cos \omega\tau + \frac{Ra^2}{4} \omega \sin \omega\tau}{\sqrt{\frac{1}{2} \left(K^2 a^2 + \frac{R^2 a^2 \omega^2}{4} \right) \frac{1}{2} a^2}} \\ = \text{Max}_{(\tau)} \sin(\omega t + \gamma) \end{aligned} \quad (62)$$

(62)式の Max をとる τ は

$$\gamma = \tan^{-1} \frac{2K}{R\omega}, \quad \omega t + \gamma = \frac{\pi}{2} (2m+1)$$

ただし $m=0, 1, 2, \dots$ である。したがって

$$\tau = \frac{1}{\omega} \left\{ \frac{\pi}{2} (2m+1) - \tan^{-1} \frac{2K}{R\omega} \right\} \quad (63)$$

ただし $m=0, 1, 2, \dots$ の時成立する。

以上の方法を小脳のプルキンエ細胞の神経インパルス時系列へ適用した例を示す。図8には眼球運動 $\theta(t)$ と両側指数平滑後の神経インパルス瞬時周波数 $IR(t)$ および方程式(57)式と(58)式により K と R を算出し、さらに(59)式により合成した瞬時周波数 $\widehat{IR}(t)$ を示す。

また図8には $R \cdot (d\theta(t)/dt)$ の値、すなわち神経インパルス系列の中で眼球の速度成分へ寄与する割合いを三角形の結んだ線で示してある。背景活動は $\delta(t) - K\theta_0$ で示している。なお、図8の実験条件は眼の左側で視野で正弦波運動の視標を運かした場合である。同様に図9には、視標が眼の前の正面で正弦波状に動かした場合である。

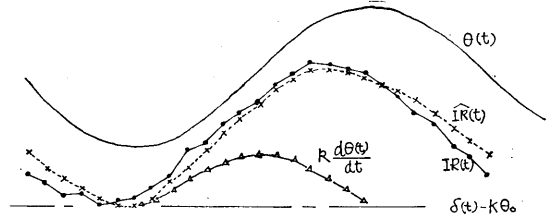


Fig. 8 Position and velocity components contained in the neural impulse sequence.

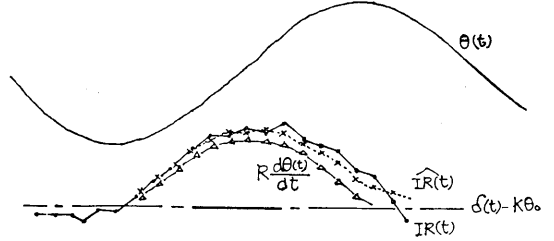


Fig. 9 Position and velocity components contained in the neural impulse sequence.

図9は速度成分の寄与がきわめて大きいものに対し、図8は位置成分の比重が大きいことを示している。

最後に系の遅れがある場合について、 τ' , K および g の推定アルゴリズムを述べる。(42)式と同様に遅れ τ' があると平均2乗誤差 (MSE) は

$$\text{MSE} = \frac{1}{T} \int_{\tau'}^{T+\tau'} (IR(t) - \overline{IR(t)})^2 dt$$

を最小とするように K , R の推定は

$$\begin{aligned} K &= \frac{1}{T \cdot \theta(t)^2} \int_{\tau'}^{2\pi/\omega + \tau'} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \theta(t - \tau') dt \\ R &= \frac{2}{\omega T \theta(t)^2} \int_{\tau'}^{2\pi/\omega + \tau'} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \theta(t - \tau') \\ &\quad + \frac{\pi}{2\omega} dt \end{aligned} \quad (64)$$

で与えられる。遅れ τ' を推定するため

$$\frac{\partial (\text{MSE})}{\partial \tau'} = 0$$

とおくと、

$$\begin{aligned} \frac{K}{T \cdot \theta(t)^2} \int_{\tau'}^{2\pi/\omega + \tau'} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \theta(t - \tau' + \frac{\pi}{2\omega}) dt \\ = \frac{R\omega}{T \cdot \theta(t)^2} \int_{\tau'}^{\pi/\omega + \tau'} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \theta(t - \tau') dt \end{aligned} \quad (65)$$

を満足することである。(65)式と(64)式より、

$$K = \frac{2}{T \cdot \theta(t)^2} \int_{\tau'}^{\pi/\omega + \tau'} \{IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta\} \theta(t - \tau') dt \quad (67)$$

が成立することである。したがって(64)式と(67)式より

$$t - \tau' = t'$$

とおいた変数変換により、系の遅れ t' は

$$\begin{aligned}
 & -\frac{2}{T \cdot \theta(t)^2} \int_0^{\pi/w} \{IR(t' + \tau') - \overline{IR(t' + \tau')} + \eta\} \theta(t') dt' \\
 & = \frac{1}{T \cdot \theta(t)^2} \int_0^{2\pi/w} \{IR(t' + \tau') - \overline{IR(t' + \tau')} + \eta\} \theta(t') dt'
 \end{aligned}
 \tag{68}$$

を満足する τ' を見い出すことである。そこで(68)式の右辺を $c(\tau')$ 、(68)式の左辺を $2 \times c'(\tau')$ とおくと、(68)式が成立するような評価式として、

$$\text{Min}(\tau') \left| 1 - \frac{2 \cdot c'(\tau')}{c(\tau')} \right|
 \tag{69}$$

となる τ' の値となる。(69)式は $c(\tau')$ の大ききまで評価したものである。

4. むすび

生体システムの入出力情報は確率的変動を伴う時系列として表現される。このような時系列に含まれている情報成分の抽出には信号および雑音の構造が明確に把握されてはいため、むずかしさがつきまとう。本研究は生体情報の中で特に神経情報の抽出に有効な両側指数平滑化による情報の抽出の方法論を展開し、実際の神経インパルス時系列へ適用した。このような平滑化手法の適用後も、生体情報の機能的な面の信号の抽出が可能となることから、次に神経系の応答に含まれる位置および速度成分の抽出法を新たに展開した。生体システムの機能的な

面を工学的立場から追述するため、効率のよいハード的方法論、ソフト的方法論を系の特徴をとらえながら展開する必要があるように思われる。

文 献

- 1) 石井・岩田・鈴村：“神経情報に含まれる位置および速度成分の抽出” 信学論(A), J63-A. No. 10 (昭和55年-10)
- 2) Hughes, G.W. and Maffei, L.: “Retinal ganglion response to sinusoidal light stimulation”, J. Neurophysiol., 29, (1966)
- 3) Young, L.R.: “Variable feedback experiment testing a sampled data model for eye tracking movements”, IEEE Trans. Human Factors in Electronics, HFE 4, (1963)
- 4) Brown, R.: “Smoothing, forecasting and prediction of discrete time series”, Prentice-Hall, (1963)
- 5) Noda, H. and Suzuk, D.A.: “The role of the flocculus of the monkey in fixation and smooth eye pursuit movement”, J. Rhysiol., 28 (1979)
- 6) Lisberger, S.G. and Fuchs, A.F.: “Role of primate flocculus during rapid behavioral modification of vestibuloocular reflex”, J. Neurophysiol., 41, (1978)