

神経情報に含まれる位置および速度成分の抽出

正 員 石井 直宏† 正 員 岩田 彰† 正 員 鈴木 宣夫†

Extraction of Position and Velocity Components
in the Neural Information

Naohiro ISHII†, Akira IWATA† and Nobuo SUZUMURA†, Regular Members

あらまし 神経系の細胞レベルにおける情報伝達の媒体は神経インパルス時系列である。外界からの刺激に対し神経系内の情報がどのようなインパルス時系列へ変換されるか、更に又その定量的な把握が極めて重要である。いままで、外界から正弦波状の刺激を与え、その系を同定するため周波数応答法がしばしば適用される。この方法は一般的であるが、系の物理的要素との関連性を考察する上で必ずしも十分な情報を与えない。そこで本研究は、正弦波状の刺激が位置および速度成分に分解できることから、神経系の応答としてのインパルス時系列に含まれる位置および速度情報の割合を定量的に評価することを目的とする。はじめに神経インパルス時系列からできるだけ、真に近い信号を抽出するため、インパルス時系列の両方向性の指数平滑化操作を新たに導入した。次にこのような神経インパルス時系列に含まれる位置および速度情報を抽出するため、最小2乗法を適用し、刺激入力とインパルス時系列の相互相関関数から、上述の二つの成分の情報へ分解されることを示した。これらの方法論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。

1. ま え が き

神経系の系の同定のため、同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当る網膜および外側膝状体などの細胞、および細胞群の神経インパルス時系列としての応答、脳波時系列としての集合電位の応答が観測されている⁽¹⁾。又、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、すなわちその周波数特性の研究がなされてきた⁽²⁾。更に動物を使った実験により、眼球の追従運動時の神経インパルス時系列の応答から、その細胞の性質が調べられている^{(3),(4)}。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、観測値の利得と位相が算出され、その神経系の特性が論じられる。このように正弦波状刺激は、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。光刺激の正弦波状刺激の場合、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。又、眼球運動の場合、眼球の位置の成分および眼球の速度成分がその情報に含まれている。この正弦波状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できるならば、周波数応答法では得られない情報を付け加えることになる。例えば、周波数応答法によって得られる応答の利得が減少した場合、位置成分の減少か、速度成分の減少か、あるいは両者の減少か、この方法だけでは説明がつかない。このような観点から、本論文では、注目する系が線形系と考え、系の応答の位置および速度成分の抽出法を新たに展開した。このような系は、眼球運動の神経系の動作で実験的に成立することが明らかにされており、線形系として解析する際に無理なく適用できると思われる。

本論文では、はじめに、正弦波状の刺激入力に対し神経インパルス時系列が密度変化として与えられることから、インパルス間隔の逆数、すなわちインパルスの瞬時周波数のデータの平滑化について検討した。この瞬時周波数の変動が極めて大きいため、両方向性の指数平滑化操作を新たに導入した。次に正弦波状の刺激入力に対し、瞬時周波数の系列の情報を位置および速度成分へ分解するため、最小2乗法を導入し、その方法論を新たに展開した。この方法論を小脳のプルキ

†名古屋工業大学工学部情報工学科, 名古屋市
Faculty of Engineering, Nagoya Institute of Technology,
Nagoya-shi, 466 Japan
論文番号: 昭 55-493[A-118]

ンエ細胞のインパルス時系列へ適用した。

2. インパルス時系列の平滑化操作

時刻 t のインパルス瞬時周波数を x_t とする。系の真の応答を S_t 、そのときの雑音を n_t とおくと、

$$x_t = S_t + n_t \quad (1)$$

の関係にあるものとする。ここで、真の応答 S_t の周波数成分に比べ、雑音は高い周波数成分をもっと仮定すれば、 S_t を時刻 t の近傍で直線近似することが考えられる。実際、運動系の神経細胞のインパルス瞬時周波数は S_t の低い周波数成分に対し雑音分 n_t は高い周波数成分であることから、短時間内の移動平均法が考えられるが、その平滑化された結果は、利得および時間遅れ（位相）の点で問題が生じる。そこでこのような場合、局所的定常時系列 $\{x_t\}$ と考え、一般に片側指数平滑化関数

$$S_t(x) = \alpha x_t + \beta S_{t-1}(x), \quad \beta = 1 - \alpha \quad (2)$$

が導入される⁽⁵⁾。 $S_t(x)$ は時刻 t の x_t の平滑化した値を表す。又、 α, β は係数で $0 < \alpha < 1$ である。式(2)は

$$S_t(x) = \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} \quad (3)$$

の形で表される。さて式(3)の指数平滑化関数のパラメータ $\alpha(\beta)$ を推定するため、次のような平均2乗誤差 (MSE) を考える。

$$MSE = (x_t - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n-\tau})^2 \quad (4)$$

ここで τ は時間平均を表す。又、 $\tau > 0$ であれば、MSE は x_t の予測誤差の2乗平均値を意味する。式(4)を最小にするように、パラメータ $\alpha(\beta)$ を決定するため、次式を解く。

$$\frac{d(MSE)}{(\sigma_x^2) d\beta} = \frac{d(x_t - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n-\tau})^2}{(\sigma_x^2) d\beta} \quad (5)$$

ここで $(\sigma_x^2) = \overline{x_t^2}$ を表す。式(5)の右辺を分解すると

$$\frac{2}{(\sigma_x^2)(1+\beta)^2} \left\{ -1 + (1+\beta)^2 \sum_{k=0}^{\infty} \beta^{k-1} \{(k+1)\beta - k\} \right. \\ \left. \cdot R_{xx}(k+\tau) + \sum_{k=1}^{\infty} \beta^{k-1} \{k-2\beta - \beta^2 k\} R_{xx}(k) \right\} \quad (6)$$

となる。 $R_{xx}(k)$ は遅れ k の自己相関関数である。

さて、式(2)の指数平滑化関数は、その定義から過去 $-\infty$ から時刻 t までのデータへの重み付けであり、それ

が入力の系列の性質でどのような平滑化を示すのか検討する。まず、式(3)の $S_t(x) = y_t$ とおき、式(3)を z 変換すると

$$Y(z) = \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n z^{-n} X(z) \quad (7)$$

となる。式(7)より、この片側平滑化関数の伝達関数 $H(z)$ を求めると

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

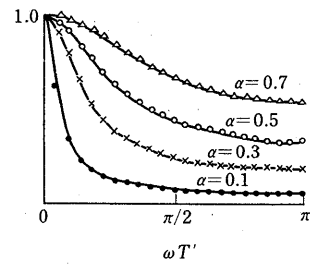
従って、

$$H(e^{j\omega T'}) = \frac{\alpha e^{j\omega T'}}{e^{j\omega T'} - \beta} \quad (8)$$

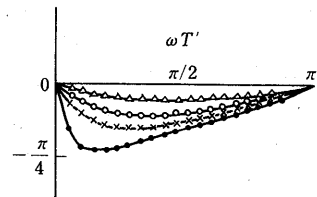
ここで T' は入力系列のサンプリング周期とする。式(8)の利得と位相特性の各々を図1の(a)と(b)に示す。

図1(a),(b)は片側指数平滑化のパラメータ 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、又、全体の周波数領域で位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、極めて重要な情報を有しており、本研究での位置情報と速度情報の抽出の場合にも、データ処理による位相遅れは避けたい。一方、応答の信号成分に伴う雑音の高い周波数成分の除去のためには、雑音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ため、両側指数平滑化関数を新たに定義した。



(a) 利得



(b) 位相

図1 片側平滑化関数の特性
Fig.1 - Characteristics of an exponential smoothing function.

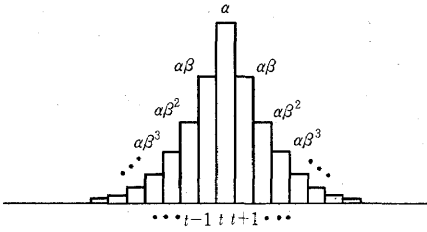


図2 両側指数平滑化関数の模式図
Fig.2 - Schematic representation of a smoothing function.

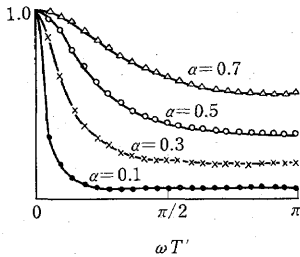


図3 両側指数平滑化関数の利得
Fig.3 - Gain of a bilateral exponential smoothing function.

$$S_t(x) = \frac{\alpha}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} + \frac{\alpha}{2} \sum_{m=0}^{\infty} \beta^m x_{t+m} \quad (9)$$

ここで、 $\beta=1-\alpha$ であり、 $S_t(x)$ は、 x_t の平滑化した値を表す。式(9)のデータに対する重み付けの模式図を図2に示す。

さて、式(9)の $S_t(x) = y_t$ とにおいて、式(9)を z 変換すると、

$$Y(z) = \frac{\alpha}{2} \left(\frac{1}{1 - (\beta/z)} + \frac{1}{1 - \beta z} \right) X(z)$$

従って、

$$H(z) = \frac{\alpha}{2} \left(\frac{1}{1 - (\beta/z)} + \frac{1}{1 - \beta z} \right) \quad (10)$$

となる。

式(10)の利得の特性を図3に示す。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 が大きくなるとほぼ等しい特性であるが、 α の小さな値では、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。式(10)による両側指数平滑化の最大の利点は位相遅れが、ほとんどなくなることである。これは式(9)から明かなように、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。

式(9)を使って両側指数平滑化関数のパラメータ $\alpha(\beta)$

を推定するため、次のような平均2乗誤差(MSE)を考える。

$$\begin{aligned} MSE &= \overline{\left(x_t - \frac{\alpha}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n x_{t-n} - \frac{\alpha}{2} \sum_{m=0}^{\infty} \beta^m x_{t+m} \right)^2} \quad (11) \\ &= \overline{(x_t^2)} + \frac{\alpha^2}{4} \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{l=0}^{\infty} \beta^{n+l} \overline{(x_{t-n} \cdot x_{t-l})} \\ &\quad + \frac{\alpha^2}{4} \sum_{m=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \beta^{m+j} \overline{(x_{t+m+i} \cdot x_{t+j+\tau})} \\ &\quad - \alpha \sum_{n=0}^{\infty} \beta^n \overline{(x_t \cdot x_{t-n})} - \alpha \sum_{m=0}^{\infty} \beta^m \overline{(x_t \cdot x_{t+m})} \\ &\quad + \frac{\alpha^2}{2} \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{m=0}^{\infty} \beta^{n+m} \overline{(x_{t-n-i} \cdot x_{t+m+\tau})} \quad (12) \end{aligned}$$

ここで式(12)の第2項目で $n-l=k$ 、第3項目で $m-j=k$ 、及び第6項目で $n-m=k$ と変数変換を行う。その結果式(12)は式(13)のように書き換えられる。

$$\begin{aligned} \sigma_x^2 + \frac{\alpha}{2} \frac{\sigma_x^2}{(1+\beta)} + \alpha \sum_{k=1}^{\infty} \frac{\beta^k}{(1+\beta)} R_{xx}(k) \sigma_x^2 \\ - 2\alpha \sum_{k=0}^{\infty} \beta^k R_{xx}(k+\tau) \sigma_x^2 \\ + \frac{\alpha^2}{2} \sum_{k=1}^{\infty} (k+1) \beta^k R_{xx}(k+2\tau) \sigma_x^2 \quad (13) \end{aligned}$$

片側指数平滑化の場合と比較すると式(13)の最後の項が多いことになる。本研究のような式(1)の雑音成分 $\{n_t\}$ が高い周波数成分からなり、更に、パラメータ α が比較的小きな値を取りうると思われる場合、式(13)の第5項目の係数は $\alpha^2/2$ のオーダーであることから、省略することにする。従って式(13)の β による微分は、

$$\begin{aligned} \frac{d(MSE)}{d\beta} \approx \frac{d}{d\beta} \left\{ \sigma_x^2 + \frac{\alpha}{2} \cdot \frac{\sigma_x^2}{(1+\beta)} \right. \\ \left. + \alpha \sum_{k=1}^{\infty} \frac{\beta^k}{(1+\beta)} R_{xx}(k) \sigma_x^2 \right. \\ \left. - 2\alpha \sum_{k=0}^{\infty} \beta^k R_{xx}(k+\tau) \sigma_x^2 \right\} \quad (14) \end{aligned}$$

とみなすことができる。よって、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ときは式(14)は一方方向性の指数平滑化の場合と等しい。

次に上に展開した指数平滑化の方法論を眼球の追従運動時に小脳のプルキンエ細胞から取り出した神経インパルス時系列へ適用する。

図4は、動物実験で動物の眼前で指標が水平方向に正弦波状に運動するとき、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。更に同時に、小脳のプルキンエ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。

図4(c)のようにインパルス瞬時周波数の時系列の変

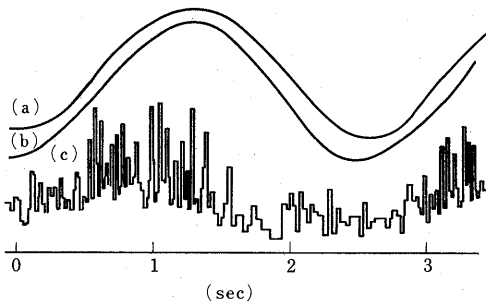


図4 眼球運動と神経インパルス
瞬時周波数の系列

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

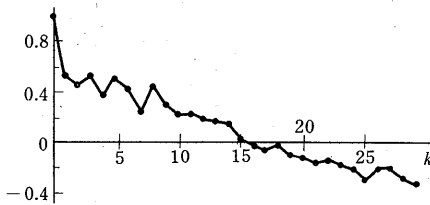


図5 図2の瞬時周波数の系列の
自己相関関数

Fig.5 - Auto correlation function of the instantaneous rate.

動は極めて大きい。そこで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 $R_{xx}(k)$ を図5に示す。図5の $R_{xx}(k)$ は図4の(c)の瞬時周波数の1周期分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 $\alpha (=1-\beta)$ が式(14)の $\{d(MSE)/d\beta\}=0$ より数値的に解いた結果を示す。横軸の k は自己相関関数 $R_{xx}(k)$ の次数 k を示す。

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の(c)の神経インパルス瞬時周波数の10周期分のデータに $\alpha = 0.3$ の平滑化操作を行った場合と平滑化操作を行わない場合の加算平均値の比較を図7に示す。

図7の(a)が10周期分の視標の正弦波運動に対し、眼球が追従し、その眼球運動を示したものである。視標の動きに対し、ほとんど正確に眼球が追従することにより、このような1周期分を代表として示したものである。又、図の(b)は10周期分のプルキンエ細胞の神経インパルス瞬時周波数を加算平均した値を示す。更に図7の(c)は両方向性に指数平滑化を $\alpha = 0.3$ で行い4周期分の加算平均したものである。最後に図7の

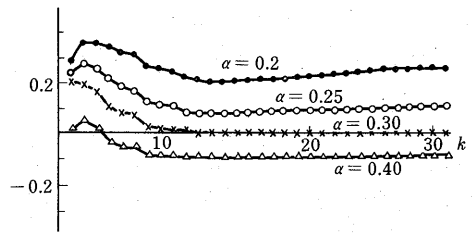


図6 式(14)の数値のプロット

Fig.6 - Plots of numerical values of equation (14).

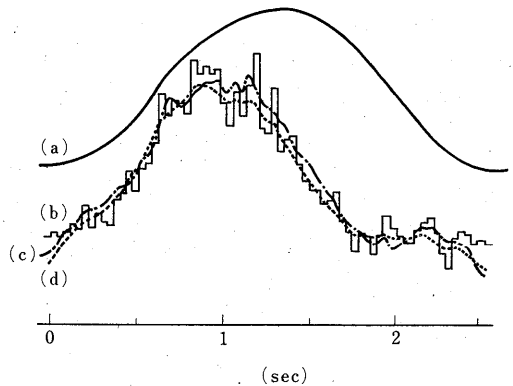


図7 神経インパルス瞬時周波数の平滑化

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

(d)は、同じく両方向性に指数平滑化を $\alpha = 0.3$ で行い10周期分の加算平均を行ったものである。従来、単に加算平均として図7の(b)が使用されてきたが、両方向性の最適な重み係数 α で指数平滑化されたものと比較すると、後者が滑らかな瞬時周波数となり、この結果がより加算平均の理論値 (M が十分大とした場合の値) に近い。

3. 神経系における位置および速度の情報

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、その動作特性として利得および位相の関係が明らかとなる。ここで正弦波状の刺激の成分を分解してみると、その中には位置の成分、速度の成分および加速度の成分などが含まれていることになる。これらの成分に答える系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、周波数応答の結果からだけでは、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、神経生理の実験条件から、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ような場合について、各々の成分の情報の抽

出のための方法論を新たに展開する。

眼球運動に関する運動神経細胞の活動について、

$$IR(t) = K(\theta(t) - \theta_0) + R \cdot \frac{d\theta(t)}{dt} \quad (15)$$

で与えられることが実験的に証明された⁽⁶⁾。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。又、 $d\theta(t)/dt$ は眼球運動の速度を表す。更に K と R は位置および速度成分の各々の係数を表す。

さて運動神経細胞を制御するブ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、発火のひん度が多く、逆に右(左)方向から左(右)方向への発火ひん度が少ない。このようなブ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

$$\hat{IR}(t) = K(\theta(t) - \theta_0) + R \frac{d\theta(t)}{dt} + \delta(t) \quad (16)$$

$$\left(0 \leq t \leq \frac{T}{2}\right)$$

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

$$\hat{IR}(t) = K(\theta(t) - \theta_0) + \delta(t) \quad (17)$$

$$\left(\frac{T}{2} < t \leq T\right)$$

となる実験結果が示された^{(3),(4)}。

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

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

で与えられる。 a は振幅を表す。又、正弦波の1周期の時間は $T = 2\pi/\omega$ 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 $IR(t)$ と式(16)と式(17)のモデルと考えた場合の値 $\hat{IR}(t)$ の差の平均2乗誤差は

$$MSE = \frac{1}{T} \int_0^T (IR(t) - \hat{IR}(t))^2 dt$$

$$= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - R \frac{d\theta(t)}{dt} - \delta(t) \right\}^2 dt$$

$$+ \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - \delta(t) \}^2 dt \quad (18)$$

で与えられる。モデルの式(16)と式(17)の係数 K と R を求めるため、 K と R で微分すると

$$\frac{\partial(MSE)}{\partial K} = \frac{2}{T} \int_0^{\pi/\omega} \{ IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - R \frac{d\theta(t)}{dt} - \delta(t) \} (\theta(t) - \theta_0) dt$$

$$+ \frac{2}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - \delta(t) \} (\theta(t) - \theta_0) dt$$

$$\frac{\partial(MSE)}{\partial R} = \frac{2}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ IR(t) - K(\theta(t) - \theta_0) - R \frac{d\theta(t)}{dt} - \delta(t) \right\} \frac{d\theta(t)}{dt} dt \quad (19)$$

はじめに式(19)の第1の方程式より

$$\frac{\partial(MSE)}{\partial K} = 0$$

とおくと

$$\frac{1}{T} \int_0^T IR(t) (\theta(t) - \theta_0) dt$$

$$= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ K(\theta(t) - \theta_0) + R \frac{d\theta(t)}{dt} + \delta(t) \right\} (\theta(t) - \theta_0) dt$$

$$+ \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{ K(\theta(t) - \theta_0) + \delta(t) \} \cdot (\theta(t) - \theta_0) dt \quad (20)$$

さて、 $IR(t)$ とそのモデルの値 $\hat{IR}(t)$ はほぼ等しいとすると、 $IR(t)$ の時間平均は式(16)と式(17)より

$$\overline{IR(t)} \approx -K\theta_0 + \delta(t) + \eta \quad (21)$$

となる。ここで η は次のように与えられる。まず、

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

であるから、その $d\theta(t)/dt$ の1周期分($T = 2\pi/\omega$)の平均値は式(16)の $d\theta(t)/dt$ が一方方向性($0 \leq t \leq T/2$)にあるときのみ $\hat{IR}(t)$ に寄与する性質から

$$\eta = \frac{R}{T} \int_0^{\pi/\omega} a \omega \cos\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) dt = \frac{2a}{T} R \quad (22)$$

又、このとき時間平均

$$\overline{\theta(t) - \theta_0} = -\theta_0 \quad (23)$$

となることは明らか。式(20)、(22)と式(23)より

$$\frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta \} \theta(t) dt$$

$$= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ K\theta(t) + R \frac{d\theta(t)}{dt} \right\} \theta(t) dt$$

$$+ \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} K\theta(t) \cdot \theta(t) dt \quad (24)$$

となる。次に式(19)の第2の方程式で

$$\frac{\partial (MSE)}{\partial R} = 0$$

とおくことにより,

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^T IR(t) \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ K(\theta(t) - \theta_0) + R \frac{d\theta(t)}{dt} + \delta(t) \right\} \\ & \quad \cdot \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \end{aligned} \quad (25)$$

が成立する. 式(22), (23)と式(25)より

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta \} \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ K\theta(t) + R \cdot \frac{d\theta(t)}{dt} \right\} \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \end{aligned} \quad (26)$$

となる. 式(24)と式(26)は K と R を求める連立方程式となる. ここでは, K と R を簡単に求める相関方程式を導出する. まず $\theta(t) = a \sin(\omega t - \pi/2)$ であるから, 式(24)の左辺の定数 η は, 1 周期 T の積分で消去される.

すなわち,

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta \} a \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} a \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) dt \end{aligned} \quad (27)$$

となる.

ここで,

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

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

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

と定義する. $0 \leq t \leq T/2$ では $d\hat{\theta}(t)/dt = d\hat{\theta}(t)/dt$ が成立する. その結果

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta \} \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta \} \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \\ & \quad + \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta \} \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \end{aligned} \quad (28)$$

式(28)の第2項目は $IR(t)$ と $\overline{IR(t)}$ がほぼ等しい値とみなすとき, 式(17)と式(21)より,

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} K\theta(t) \cdot \left(\frac{d\hat{\theta}(t)}{dt} \right) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} \left\{ Ka \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) a\omega \sin \omega t \right\} dt \\ &= 0 \end{aligned}$$

従って, 式(28)の第1項目が残る, これは式(26)と等しい. 式(28)の左辺は式(27)を導いたと同様な関係が成立し,

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} + \eta \} (a\omega \sin \omega t) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} (a\omega \sin \omega t) dt \end{aligned} \quad (29)$$

式(27)と式(29)は一つの方程式にまとめることができる.

すなわち式(24), (26)と式(28)を使って,

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} \theta(t+\tau) dt \\ &= \frac{1}{T} \int_0^{\pi/\omega} \left\{ Ka \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) + Ra\omega \cos\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) \right\} \\ & \quad \cdot a \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2} + \tau\right) dt \\ & \quad + \frac{1}{T} \int_{\pi/\omega}^{2\pi/\omega} Ka \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2}\right) \\ & \quad \cdot a \sin\left(\omega t - \frac{\pi}{2} + \tau\right) dt \\ &= \frac{Ka^2}{2} \cos(\omega\tau) + \frac{Ra^2\omega}{4} \sin(\omega\tau) \end{aligned} \quad (30)$$

となる. 式(30)を相関方程式と呼ぶことにする. 式(30)で $\tau = 0$ とおくと式(24)に等しくなり, $\tau = \frac{\pi}{2\omega}$ とおくと式(26)に等しくなる.

更に,

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

となる. 従って, 式(30)は

$$\begin{aligned} & \frac{1}{T \cdot \overline{\theta(t)^2}} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} \theta(t+\tau) dt \\ &= K \cos(\omega\tau) + \frac{R}{2} \omega \sin(\omega\tau) \end{aligned} \quad (31)$$

となる. 式(31)から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

$$K = \frac{1}{T \cdot \overline{\theta(t)^2}} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} \cdot \theta(t) dt \quad (32)$$

同様に正弦波状刺激に対する速度の成分の係数 R を求めるため $\omega\tau = (\pi/2)$ を満足する, すなわち式(31)で

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

とおくことにより、

$$R = \frac{2}{\omega T \cdot \theta(t)^2} \int_0^{2\pi/\omega} \{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} \cdot \theta \left(t + \frac{\pi}{2\omega} \right) dt \quad (33)$$

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、

$$\left. \begin{aligned} \left(\begin{array}{l} \text{正弦波状刺激による} \\ \text{位置成分の寄与} \end{array} \right) &= K\theta(t) \\ \left(\begin{array}{l} \text{正弦波状刺激による} \\ \text{速度成分の寄与} \end{array} \right) &= R \cdot \frac{d\theta(t)}{dt} \end{aligned} \right\} (34)$$

が得られる。

さて、はじめの方程式の式(16)と式(17)にもどり、自発活動となる $\theta(t)$ 及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。そこで、式(16)と式(17)の中で $-K\theta_0 + \delta(t)$ が背景活動となる。

式(21)及び式(22)より、背景活動は

$$\begin{aligned} -K\theta_0 + \delta(t) &= \overline{IR(t)} - \eta \\ &= \overline{IR(t)} - \frac{2a}{T}R \end{aligned} \quad (35)$$

となり式(35)の右辺の R は式(33)から得られたものを使う。ここまで述べてきたことは、最小2乗法により、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なければならぬ。そこで、次式のような評価式が考えられる。

$$\begin{aligned} \xi(t) &= (IR(t) - \widehat{IR}(t))^2 \\ &= \left\{ IR(t) - K\theta(t) - R \frac{d\theta(t)}{dt} \right. \\ &\quad \left. - \overline{IR(t)} + (Ra/T) \right\}^2 \end{aligned} \quad (36)$$

ここで K と R は式(32)と式(33)から得られたものであり、 T は正弦波状の1周期の刺激時間、 a はその刺激の振幅である。

4. 位置成分および速度成分との位相差の検出

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との位相差の検出、および眼球運動の速度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。

そこで本章では、これらの位相差を表すピーク値が3.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。

はじめに、眼球運動の位置成分 $\theta(t)$ と神経インパルス瞬時周波数 $IR(t)$ の位相差 τ は

$$\begin{aligned} \max_{(\tau)} \frac{1}{T} \int_0^T \frac{\{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} \{ \theta(t+\tau) - \theta(t) \}}{\sqrt{IR(t)^2} \sqrt{\theta(t)^2}} dt \\ = \max_{(\tau)} \frac{\frac{Ka^2}{2} \cos \omega\tau + \frac{Ra^2}{4} \omega \sin \omega\tau}{\sqrt{\frac{1}{2} (K^2 a^2 + \frac{R^2 a^2 \omega^2}{4})} \frac{1}{2} a^2} \\ = \max_{(\tau)} \sin(\omega t + \tau) \end{aligned} \quad (37)$$

式(37)の max は

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

但し、 $m=0, 1, 2, \dots$ のとき成立する。従って

$$\tau = \frac{1}{\omega} \left\{ \frac{\pi}{2} (2m+1) - \tan^{-1} \frac{2K}{R\omega} \right\} \quad (38)$$

但し、 $m=0, 1, 2, \dots$ のとき成立する。このようにして式(38)は $\theta(t)$ と $IR(t)$ の位相差 τ が、式(32)と式(33)で求めた各々の K と R で容易に算出できることを示している。

次に眼球運動の速度成分 $d\theta(t)/dt$ と神経インパルス瞬時周波数 $IR(t)$ の位相差 τ は

$$\begin{aligned} \max_{(\tau)} \frac{1}{T} \int_0^T \frac{\{ IR(t) - \overline{IR(t)} \} \left\{ \frac{d\theta(t+\tau)}{dt} - \frac{d\theta(t)}{dt} \right\}}{\sqrt{IR(t)^2} \sqrt{\theta(t)^2}} dt \\ = \max_{(\tau)} \sin(\omega t + \tau') \end{aligned} \quad (39)$$

ここで式(39)の max は

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

但し、 $l=0, 1, 2, \dots$ のとき成立する。従って

$$\tau = \frac{1}{\omega} \left\{ \frac{\pi}{2} (2l+1) + \tan^{-1} \left(\frac{R\omega}{2K} \right) \right\} \quad (40)$$

但し、 $l=0, 1, 2, \dots$ のようにして式(40)は $d\theta(t)/dt$ と $IR(t)$ の位相差 τ が、 K と R で容易に算出できることを示している。

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 $\theta(t)$ と神経インパルス瞬時周波数 $IR(t)$ 及び方程式(32)と式(33)により K と R を算出し、更に式(34)により合成した瞬時周波数 $\widehat{IR}(t)$ を示す。図8には $R(d\theta/dt)$ の神経インパルス系列の中で眼球の速度成分が寄与する

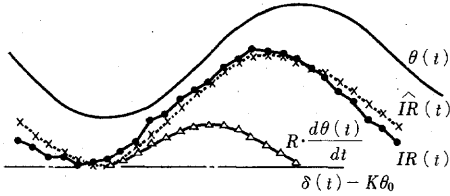


図8 神経インパルス系列に含まれる位置および速度成分
Fig.8 -Position and velocity components contained in the neural impulse sequence.

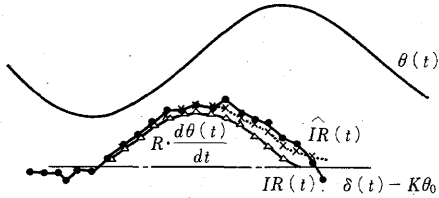


図9 神経インパルス系列に含まれる位置および速度成分
Fig.9 - Position and velocity components contained in the neural impulse sequence.

割合を3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の視野で正弦波状に視標を動かした場合である。

同様に図9には、眼の前の正面で視標を正弦波状に動かした場合である。図9は速度成分の寄与が極めて大きいのに対し、図8は位置成分の比重が大きいことを示している。

5. むすび

正弦波状の刺激が位置および速度成分に分解できる

ことから、神経系の応答として神経インパルス時系列が、位置および速度成分の寄与として、いかなる定量的な割合になるかを算出する方法論を新たに展開した。そのため、はじめに神経インパルス瞬時周波数の平滑化の方法論を検討し、次に上述の位置および速度成分の寄与を求める方法を実際のインパルス時系列へ適用した。最後に時間遅れの応答に対しても上述の手法が展開できる。

謝辞 貴重な動物実験データを提供して頂き、又、御討論して下さいた米国加州大学の野田教授に感謝致します。

文 献

- (1) Hughes, G. W. and Maffei, L.: "Retinal ganglion response to sinusoidal light stimulation", J. Neurophysiol., 29, pp. 333-352 (1966).
- (2) Young, L. R.: "Variable feedback experiment testing a sampled data model for eye tracking movements", IEEE Trans. Human Factors Electron., HFE-4, pp. 38-51 (1963).
- (3) Lisberger, S. G. and Fuchs, A. F.: "Role of primate flocculus during rapid behavioral modification of vestibulo-ocular reflex", J. Neurophysiol., 41, pp. 733-763 (1978).
- (4) Noda, H. and Suzuki, D. A.: "The role of the flocculus of the monkey in fixation and smooth eye pursuit movement", J. Physiol., 294, pp. 335-348 (1979).
- (5) Brown, R.: "Smoothing, forecasting and prediction of discrete time series", Prentice - Hall (1963).
- (6) Robinson, D. A.: "Oculomotor unit behavior in the monkey", J. Neurophysiol., pp. 393-404 (1970).

(昭和55年1月29日受付, 5月6日再受付)