

低消費加速同期振動を示す非線形回路振動子の拡散結合系

前田 義信<sup>†a)</sup>      坂口 信也<sup>†</sup>      牧野 秀夫<sup>†</sup>      土居 伸二<sup>††</sup>

Low-Powered and Accelerative Synchronization in the Coupled System of Nonlinear Hardware Oscillators

Yoshinobu MAEDA<sup>†a)</sup>, Shinya SAKAGUCHI<sup>†</sup>, Hideo MAKINO<sup>†</sup>, and Shinji DOI<sup>††</sup>

あらまし 心筋細胞の数理モデルを用いた拡散結合系において、結合後の振動周期が結合前の固有周期に比して小さくなる加速現象が報告されている。本研究では、電子回路モデルの結合系において加速現象が観察されることを示す。また、電子回路シミュレータを用いて、結合系で加速現象が生じる条件を調べた。更に、結合系の消費電力を数値的に求めたところ、加速現象が生じているときに消費電力が低下し得ることがわかった。心筋細胞群は相互結合によって振動を加速（振動数を増加）させるだけでなく、同時に消費電力（エネルギー）を低下させ、全体として少ないエネルギーで効率の良い情報伝送を行っている可能性があることを示唆した。

キーワード 緩和振動, プルキン線維, プラトー電位, 加速現象

1. ま え が き

生体で観察されるリズムは、サーカディアンリズムのような周期の長いものから神経細胞の興奮に見られる周期の短いものまで様々であり、それぞれが生命活動を維持していく上で欠かせないものと考えられている。特に心拍動リズムは生命活動と直結しており、生体を取り巻く外界の急激な変化に素早く対応できるように、リズムを変調するメカニズムが備わっている。そのメカニズムを明らかにすることは大きな課題であるが、心臓そのものが大自由度の非線形散逸系であるため、直接的に心臓のリズムを調べるには多くの困難が伴う。そこで心臓の構成素子である心筋細胞をモデル化し、モデルの結合系の振舞いをシミュレーションによって調べる手法が採用される。多くのモデルは数理モデルであり、形式ニューロンモデルの結合系 [1] から、Hodgkin-Huxley (HH) 方程式 [2] や FitzHugh-Nagumo (FHN) 方程式 [3] のような微分方程式モデルの結合系 [4], [5] に至るまで、いくつかのレ

ベルでの解析がなされている。特に微分方程式モデルを用いた研究で、結合系の振動数が増加する現象（以下、加速現象）が観察された [6]。つまり、結合系の示す同期振動周期が、結合前の固有周期に比して小さくなるような現象が、あるパラメータの範囲内で観察された [6], [7]。

結合後の振動周期が小さくなるという一見奇妙な振舞いは、その振動子が非線形システムであり、それが生み出す振動が緩和振動であることの二つの条件が成立するときに生じる。FHN 方程式は上述の条件を満たしており、更に数学的に簡潔な表現で記述されるので、有用なモデルである。しかし、FHN 方程式を構成する変数やパラメータが、実際の心筋細胞の何と対応するかが明確ではない。また、生理学変数を多く含む HH 型モデル [2], [8] ~ [13] は多変数で記述されるため、直観的理解が容易ではない。

本研究では、可観測量値でもある電流や電圧、抵抗や容量といった観点から加速現象を理解するため、電子回路モデルにおける加速現象を取り上げる。生体膜の特性を電子回路でモデル化する研究は、Harmon [14] や Nagumo ら [15] に胚胎し、その後、HH 方程式の記述をより正確に再現するもの [16]、興奮性膜の力学特性を再現するもの [17]、活動相と静止相が交互に出現するバースト放電を再現するもの [18], [19] のように、研究の目的に合わせた数多くの改良モデルが提案さ

<sup>†</sup> 新潟大学工学部, 新潟市  
Faculty of Engineering, Niigata University, 8050 Ikarashi-2,  
Niigata-shi, 950-2181 Japan

<sup>††</sup> 大阪大学大学院工学研究科, 吹田市  
Graduate School of Engineering, Osaka University, 2-1  
Yamadaoka, Suita-shi, 565-0871 Japan

a) E-mail: maeda@bc.niigata-u.ac.jp

れてきた．心臓を構成する細胞群（特にプルキンエ線維<sup>注1)</sup>）における発振波形の特徴は，活動電位直後の絶対不応期で観察されるプラトー電位である．すなわち，通常の細胞では活動電位直後はアンダシュートと呼ばれる静止電位よりも低い電位に至るが，プラトー電位は非常に高い電位で膜電位がしばらく停滞する現象である．よって通常の細胞よりも絶対不応期が長い．

プラトー電位を電子回路モデルの中で再現するため，筆者らはバースト放電モデルに内包されるプラトー電位発生メカニズム [18] を利用し，モデル（以後，回路振動子と呼ぶ）を構築した．回路振動子は三つのコンデンサを内包しており，微分方程式で記述するとたかだか 3 変数である．続いて，抵抗やコンデンサ等のパラメータ値を変えた同じ回路構造をもつ回路を製作し，抵抗を介して結合することで加速現象を観察した．加速の原因を明らかにするために，回路における消費電力を計算し，加速現象を消費電力の観点から考察した．以下，2. で回路構成を述べ，3. で実際の加速現象を観察する．4. と 5. でシミュレーションによる調査を行い，6. で加速現象と消費電力の関係を議論する．

## 2. 回路構成

筆者らは，これまで軟体動物の神経節細胞 [20] ~ [22] で観測される自律的なバースト放電現象を生成する細胞膜の数理モデル [10] や電子回路モデル [18] を設計し，解析してきた．これらをもとにして，プラトー電位を生成する回路振動子を提案した [23]（図 1）．

図 1 の下側，上側はそれぞれ細胞外，細胞内を表しており，下側（細胞外）が接地されている．図中の (a) ~ (g) は細胞外と細胞内をつなぐ電流経路である．(a) には容量性電流が流れ，コンデンサ  $C_m$  の両端に電圧，すなわち膜電位  $V_m$ （接地された細胞外を基準

とした細胞内電位）を生成する．(c) はナトリウム電流等の膜の外側から内側へ流れる電流（内向き電流）の経路であり，(b) はその制御部である．(b) と (c) で膜の負性抵抗特性を再現する [17]． $V_m$  値の増加に従ってトランジスタ  $Q_1$  が活性化し，ナトリウム平衡電位  $V_{Na}$  から内向きの電流が  $Q_2$  を経由して流れる．(d) は内向き電流の漏れを表しており，これが引き金となってペースメーカとなる（ペースメーカ電流と呼ばれる [9]）．他方，(e) ~ (g) はカリウム電流等の膜の内側から外側へ流れる電流（外向き電流）である．(e) は脱分極後すぐに活性化し， $Q_3$  と  $Q_5$  のエミッターコレクタ間に電圧を生じさせるため，膜電位は瞬時に再分極しない．その結果，電位が 2V 近傍に維持される（プラトー電位）．(f) は脱分極後に遅れて活性化し，膜電位を 0V 近傍に戻す．(g) の  $R_s$  と  $C_s$  から構成される 1 次遅れ系が (f) の遅延性を制御する．

図 1 の回路を定式化すると，

$$C_m \frac{dV_m}{dt} + I_{b-g}(V_m, V_r, V_s) = 0, \quad (1)$$

となる．ここで，

$$I_{b-g}(V_m, V_r, V_s) = I_{b,c,d}(V_m) + I_e(V_m, V_r) + I_{f,g}(V_m, V_s), \quad (2)$$

である． $I$  の添字  $b \sim g$  は図 1 の (b) ~ (g) に対応する．右辺第 1 項は  $V_m$  のみに依存する負性抵抗特性を表す非線形関数であり，第 2 項，第 3 項は，それぞれ  $V_m$  と  $V_r$ ， $V_m$  と  $V_s$  に依存する非線形関数である． $V_r$  と  $V_s$  はそれぞれ  $C_r$  と  $C_s$  の両端の電圧であり，それらのダイナミクスを記述する微分方程式は，それぞれ非線形，線形となる [24]．

回路シミュレータ  $B^2$ -Spice2000 (Sora Computer Products) による典型的な時間波形を図 2 に示す．図 2 の上段のグラフは，回路振動子が示す活動電位の 1 周期分（周期を  $T$  とする）の時間波形である．図に示すように，活動電位の最大値から最小値に至るまでにプラトー電位と呼ばれる電位の平たんな部分が存在する．この期間  $\tau$  をプラトー時間，それ以外の期間  $T - \tau$  を静止時間  $\sigma$  と呼ぶ．

図 2 の中段と下段には，図 1 に示した (a) ~ (g) の経路を流れる電流を上段と同じ時間スケールで表示した．ここで，内側から外側への向きを正の方向とした．

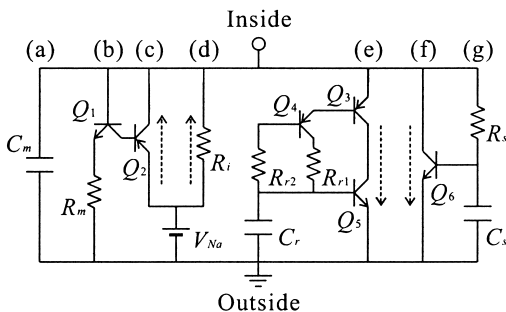


図 1 回路振動子  
Fig. 1 Circuit oscillator.

(注 1): 中枢神経からの支配を受ける洞結節を起点とした刺激伝導系を構成する心筋細胞の一種．心室部位に位置する．

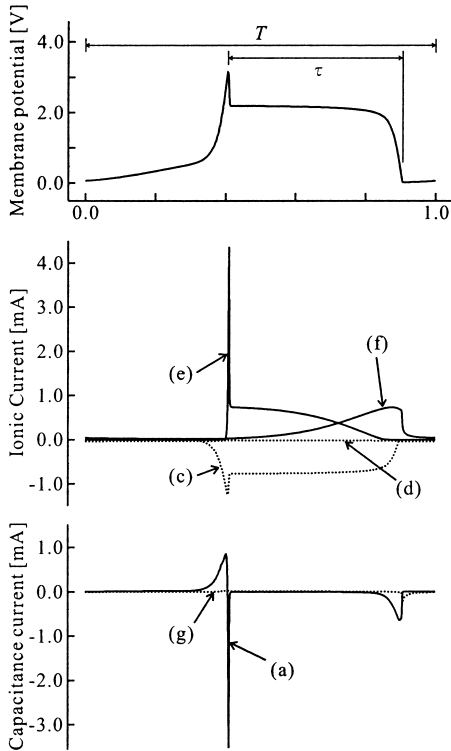


図 2 回路振動子の時間波形例。(上段)膜電位,(中・下段)膜電流.  $C_m = C_r = 10 \mu\text{F}$ ,  $C_s = 60 \mu\text{F}$ ,  $R_m = 200 \text{k}\Omega$ ,  $R_i = 128 \text{k}\Omega$ ,  $R_{r1} = 10 \text{k}\Omega$ ,  $R_{r2} = R_s = 100 \text{k}\Omega$ ,  $V_{Na} = 5 \text{V}$ . 図中の (a)~(g) は, 図 1 の (a)~(g) で膜内外を横断する 1 周期分の電流

Fig. 2 Temporal waveforms of the circuit oscillators. (upper) Membrane potential (middle and lower) Membrane current.  $C_m = C_r = 10 \mu\text{F}$ ,  $C_s = 60 \mu\text{F}$ ,  $R_m = 200 \text{k}\Omega$ ,  $R_i = 128 \text{k}\Omega$ ,  $R_{r1} = 10 \text{k}\Omega$ ,  $R_{r2} = R_s = 100 \text{k}\Omega$ ,  $V_{Na} = 5 \text{V}$ .

(c) の内向き電流と (e)・(f) からなる外向き電流の和がほぼゼロになることから,  $Q_2, Q_3, Q_5$  を経由した電流が生み出す分圧によって生じるプラトー電位は, ほぼ一定値となる. (a) を流れる容量性電流は, 活動電位の立上り時とプラトー電位の終了時のみ流れる.

ここで, 図 1 の各素子の値は,  $C_m = C_r = 10 [\mu\text{F}]$ ,  $R_m = 200 [\text{k}\Omega]$ ,  $R_{r1} = 10 [\text{k}\Omega]$ ,  $R_{r2} = R_s = 100 [\text{k}\Omega]$ ,  $V_{Na} = 5 [\text{V}]$  とした.  $R_i$  と  $C_s$  は可変パラメータとする. 可変パラメータの組  $(R_i, C_s)$  の値を変化させることにより, 周期  $T$ , プラトー時間  $\tau$ , 静止時間  $\sigma$  の異なる時間波形を自由に作成できる. トランジスタには, 2SC2458 (npn), 2SA1048 (pnp) を用

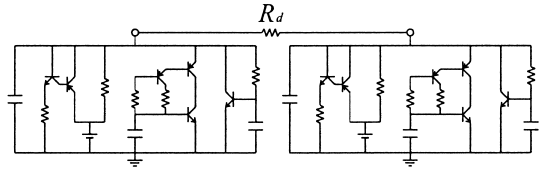


図 3 回路振動子の拡散結合系  
Fig. 3 Diffusively-coupled system of two circuit oscillators.

いた.

### 3. 結合系の加速振動

図 1 に示す回路を二つ作製し, 図 3 のように抵抗  $R_d = 100 [\Omega]$  を介して拡散結合 (抵抗を介した結合) した. 一方の回路振動子 (振動子 A) の可変パラメータの組を  $(R_i, C_s) = (700 [\text{k}\Omega], 15 [\mu\text{F}])$ , もう一方の回路振動子 (振動子 B) の可変パラメータの組を  $(R_i, C_s) = (43 [\text{k}\Omega], 70 [\mu\text{F}])$  とした. 結合系を定式化すると以下ようになる.

$$C_m \frac{dV_m^{(A)}}{dt} = -I_{b-g}(V_m^{(A)}, V_r^{(A)}, V_s^{(A)}) + \frac{V_m^{(B)} - V_m^{(A)}}{R_d}, \quad (3)$$

$$C_m \frac{dV_m^{(B)}}{dt} = -I_{b-g}(V_m^{(B)}, V_r^{(B)}, V_s^{(B)}) + \frac{V_m^{(A)} - V_m^{(B)}}{R_d}. \quad (4)$$

電圧フォロワと A-D 変換器 (ELMEC) を通して, サンプリング周期  $1 [\text{ms}]$  でコンピュータにデータを転送した. このとき, 固有周期は振動子 A で  $0.886 [\text{s}]$ , 振動子 B で  $0.938 [\text{s}]$  であった. 結合後の同期周期は両者とも  $0.833 [\text{s}]$  となり, 結合を通して振動が加速することを確認した. 図 4 (a), (b) はそれぞれ結合前の回路振動子 A, B の時間波形を表し, 図 4 (c), (d) はそれぞれ結合後の回路振動子 A, B の時間波形を表す.

4. 以降では, 周期  $T$ , プラトー時間  $\tau$ , 静止時間  $\sigma$  の三つのパラメータに対する加速現象の依存性を明らかにする. この目的のため,  $B^2\text{-Spice2000}$  を用いて, ノイズに左右されない理想回路の振舞いを明らかにする. 更に, 加速現象と消費電力の関係も調べる.

### 4. 方法

結合前の二つの回路振動子の固有周期をそれぞれ  $T_x, T_y$  ( $T_x \geq T_y$ ) とし, 結合後の同期周期を  $T_s$  と

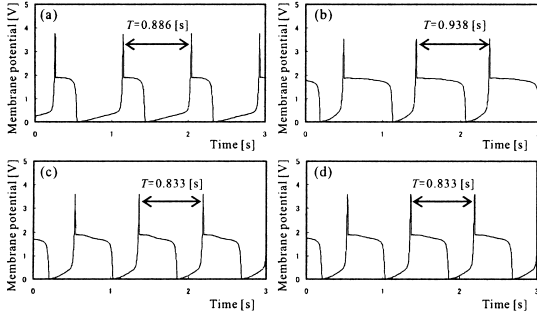


図 4 回路振動子の結合前 ((a) と (b)) と結合後 ((c) と (d)) の時間波形 . (a)(c)  $R_i = 700$  [k $\Omega$ ],  $C_s = 15$  [ $\mu$ F], (b)(d)  $R_i = 43$  [k $\Omega$ ],  $C_s = 70$  [ $\mu$ F]  
 Fig. 4 Temporal waveforms of the circuit oscillators before ((a), (b)) and after((c), (d)) coupling. (a)(c)  $R_i = 700$  [k $\Omega$ ],  $C_s = 15$  [ $\mu$ F], (b)(d)  $R_i = 43$  [k $\Omega$ ],  $C_s = 70$  [ $\mu$ F].

したとき,

$$T_x \geq T_y > T_s, \quad (5)$$

を満たす  $T_s$  を加速周期と定義し, 加速周期が出現する同期現象を加速現象と呼ぶ. 逆に,

$$T_s > T_x \geq T_y, \quad (6)$$

を満たす  $T_s$  を減速周期と定義し, 減速周期が出現する同期現象を減速現象と呼ぶ. また,

$$T_x \geq T_s \geq T_y, \quad (7)$$

を満たす  $T_s$  は通常の位相同期によって生じる周期とする.

$B^2$ -Spice2000 を用いて結合系の同期振動解析を行う. シミュレーションの時間刻みは 1 [ms] とした. 主に, 二つの回路振動子の結合後の周期や消費電力がどのように変化するかを調べる.

全く同じパラメータで構成される回路振動子を結合しても, 結合前の状態と様子は変わらない. よって, 二つの回路振動子のパラメータは異なる必要がある. ここで, 二つの回路振動子をそれぞれ Model-A, Model-B とし, Model-A を基準として, Model-B のパラメータ値を変化させて結合する. 本論文では次の 3 種類 (4.1~4.3) を調べる.

#### 4.1 静止時間を同一にした場合

静止時間  $\sigma$  を同一 ( $\sigma = \sigma_0$ ) とし, プラトール時間  $\tau$  が異なる二つの回路振動子の結合系を調べる. このとき, 可変独立パラメータはプラトール時間差  $T_{BA} \equiv T_B - T_A$

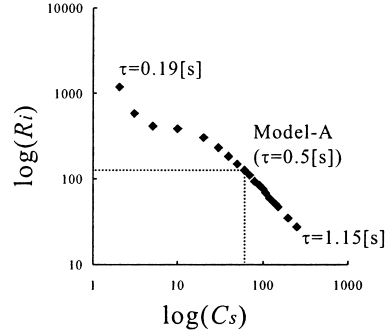


図 5 静止時間を  $\sigma = 0.5$  [s] に固定する  $R_i$  [k $\Omega$ ] と  $C_s$  [ $\mu$ F] の関係  
 Fig. 5 Relation between  $R_i$  [k $\Omega$ ] and  $C_s$  [ $\mu$ F] when  $\sigma_0 = 0.5$  [s].

である. 周期差  $T_{BA}$  は,

$$\begin{aligned} T_{BA} &\equiv T_B - T_A, \\ &= (T_B + \sigma_0) - (T_A + \sigma_0), \\ &= T_B - T_A = \tau_{BA}, \end{aligned} \quad (8)$$

であり, プラトール時間差に等しい.

具体的には, 静止時間を  $\sigma = \sigma_0 = 0.5$  [s] に固定し, プラトール時間  $\tau$  の異なる波形が観測されるように  $R_i$  と  $C_s$  の値を調節した. このときの  $R_i$  と  $C_s$  の関係を図 5 に示す. 基準となる Model-A を  $\tau = 0.5$  [s], すなわち  $T = \tau + \sigma = 1$  [s] とした ( $R_i = 128$  [k $\Omega$ ],  $C_s = 60$  [ $\mu$ F]). Model-B は, 静止時間を固定したままプラトール時間  $\tau$  を 0.19 [s] から 1.15 [s] まで変化させ, Model-A と結合した.

#### 4.2 プラトール時間を同一にした場合

プラトール時間  $\tau$  を同一 ( $\tau = \tau_0$ ) とし, 静止時間  $\sigma$  が異なる回路振動子の結合系を調べる. このとき, 可変独立パラメータは静止時間差  $\sigma_{BA} \equiv \sigma_B - \sigma_A$  である. 周期差  $T_{BA}$  は,

$$\begin{aligned} T_{BA} &\equiv T_B - T_A, \\ &= (\tau_0 + \sigma_B) - (\tau_0 + \sigma_A), \\ &= \sigma_B - \sigma_A = \sigma_{BA}, \end{aligned} \quad (9)$$

であり, 静止時間差に等しい.

具体的には, プラトール時間を  $\tau = \tau_0 = 0.5$  [s] に固定し, 静止時間  $\sigma$  の異なる波形が観測されるように  $R_i$  と  $C_s$  の値を調節した. このときの  $R_i$  と  $C_s$  の関係を図 6 に示す. 基準となる Model-A を  $\sigma = 1.06$  [s], すなわち  $T = \tau + \sigma = 1.56$  [s] とした ( $R_i = 1$  [M $\Omega$ ],

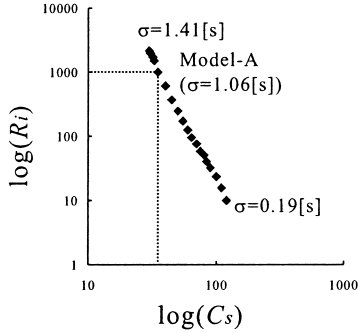


図 6 プラトー時間を  $\tau = 0.5$  [s] に固定する  $R_i$  [k $\Omega$ ] と  $C_s$  [ $\mu$ F] の関係  
Fig. 6 Relation between  $R_i$  [k $\Omega$ ] and  $C_s$  [ $\mu$ F] when  $\tau_0 = 0.5$  [s].

$C_s = 35$  [ $\mu$ F] . Model-B は、プラトー時間を固定したまま静止時間  $\sigma$  を 0.19 [s] から 1.41 [s] まで変化させ、Model-A と結合した .

#### 4.3 固有周期を同一にした場合

固有周期  $T$  を同一 ( $T = T_0$ ) とし、プラトー時間  $\tau$  が異なる回路振動子の結合系を調べる . このとき、可変独立パラメータはプラトー時間差  $\tau_{BA} \equiv \tau_B - \tau_A$  である . 静止時間差  $\sigma_{BA}$  は、

$$\begin{aligned} \sigma_{BA} &\equiv \sigma_B - \sigma_A, \\ &= (T_0 - \tau_B) - (T_0 - \tau_A), \\ &= -(\tau_B - \tau_A) = -\tau_{BA}, \end{aligned} \tag{10}$$

であり、プラトー時間差の符号を反転させたものに等しい .

具体的には、固有周期を  $T = T_0 = 1$  [s] に固定し、プラトー時間  $\tau$  の異なる波形が観測されるように  $R_i$  と  $C_s$  の値を調節した . このときの  $R_i$  と  $C_s$  の関係を図 7 に示す . 基準となる Model-A を  $\tau = 0.5$  [s]、すなわち  $\sigma = T - \tau = 0.5$  [s] とした ( $R_i = 128$  [k $\Omega$ ]、 $C_s = 60$  [ $\mu$ F]) . Model-B は、固有周期を固定したままプラトー時間  $\tau$  を 0.11 [s] から 0.80 [s] まで変化させ、Model-A と結合した .

#### 4.4 消費電力

ナトリウムの平衡電位  $V_{Na}$  から流出する電流を  $I_{Na}(t)$  とする . このとき消費電力は、

$$P = \frac{1}{T} \int_0^T V_{Na} I_{Na}(t) dt = \frac{5}{T} \int_0^T I_{Na}(t) dt, \tag{11}$$

により計算する . なぜならば、回路に供給されるエネ

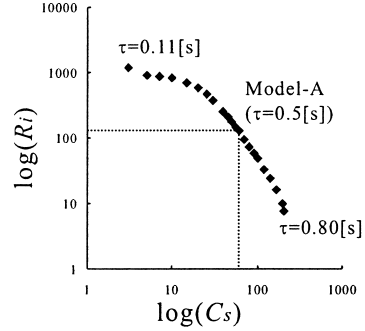


図 7 固有周期を  $T = 1$  [s] に固定する  $R_i$  [k $\Omega$ ] と  $C_s$  [ $\mu$ F] の関係  
Fig. 7 Relation between  $R_i$  [k $\Omega$ ] and  $C_s$  [ $\mu$ F] when  $T_0 = 1$  [s].

ルギーが定電圧源  $V_{Na} = 5$  [V] (一定) のみだからである .  $V_{Na}$  から流れる 1 周期分の電流を数値積分する . 結合後の消費電力が結合前のそれに比べて上昇したのか低下したのかを調査するため、Model-A、Model-B の結合前の消費電力をそれぞれ  $P_A, P_B$  とし、結合後の消費電力をそれぞれ  $P_A^{(sync)}, P_B^{(sync)}$  として、消費電力比 :

$$\psi = \frac{P_A^{(sync)} + P_B^{(sync)}}{P_A + P_B}, \tag{12}$$

を導入する . Model-A と Model-B のパラメータが同じ値をもつとき、 $P_A^{(sync)} = P_A, P_B^{(sync)} = P_B$  となり、式 (12) から  $\psi = 1$  である . 結合後の消費電力が低下するときは  $\psi < 1$  であり、上昇するときは  $\psi > 1$  である .

## 5. 結 果

### 5.1 静止時間を同一にした場合

図 8(a) に、プラトー時間差  $\tau_{BA}$  の値を変化させたときの Model-A、Model-B の固有周期 (それぞれ点線 “A” と一点破線 “B”) と結合後の周期 (実線) を示す . 実際に調べた点を黒丸で示し、それらを多項式近似によって滑らかに結んだ (図 8(b) ~ (f) も同様) . 横軸が 0.0 [s] のときはプラトー時間差がゼロを意味するので、Model-A と Model-B の間にパラメータ値の相違はなく、同じ回路振動子の結合系となる . よって結合後の振動は結合前と同じである .  $\tau_{BA} = \tau_B - \tau_A$  が正の方向に増加すると、結合後の周期  $T_s$  は結合前の固有周期の間に値をもち ( $T_A < T_s < T_B$ )、通常の位相同期となった . 逆に  $\tau_{BA}$  が負の方向に増加すると、

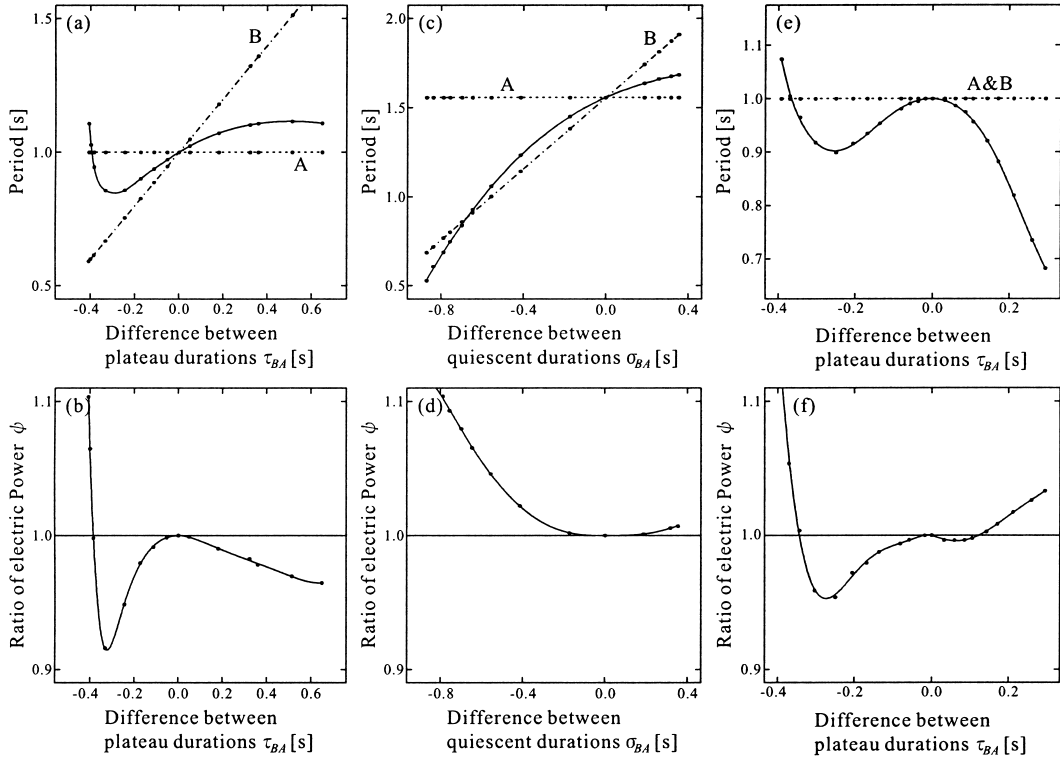


図 8 二つの回路振動子結合系における振動の加速と消費電力の様子．上側の図 ((a), (c), (e)) において、点線は Model-A の固有周期、一点破線は Model-B の固有周期、実線は結合後の周期

Fig.8 Acceleration and electric power of the coupled system of two circuit oscillators. (Upper figures) Dotted, dashed and solid lines are the intrinsic period of Model-A and Model-B, and the synchronized period of them, respectively.

しばらくは通常の位相同期（ただし、 $T_B < T_s < T_A$ ）となったが、 $\tau_{BA} < -0.4$  [s] で結合後は減速同期となった。

消費電力比の変化の様子を図 8 (b) に示す．通常の位相同期が生じているとき、消費電力比が 1 以下なので、結合後は低消費（消費電力が低下）となった．しかし、 $\tau_{BA} < -0.4$  [s] の範囲（減速同期のとき）で消費電力比が 1 以上になり、結合によって消費電力は上昇することがわかった．

### 5.2 プラトー時間を同一にした場合

図 8 (c) に、静止時間差  $\sigma_{BA}$  の値を変化させたときの Model-A, Model-B の固有周期（それぞれ点線“A”と一点破線“B”）と結合後の周期（実線）を示す．横軸が 0.0 [s] のときは 5.1 と同様であり、結合後の振動は結合前と変わらない． $\sigma_{BA}$  が正の方向に増加すると、結合後の周期  $T_s$  は結合前の固有周期の間

に値をもち ( $T_A < T_s < T_B$ )、通常の位相同期となった．逆に  $\sigma_{BA}$  が負の方向に増加すると、しばらくは通常の位相同期（ただし、 $T_B < T_s < T_A$ ）となったが、 $\sigma_{BA} < -0.65$  [s] で結合後は加速同期となった．

消費電力比の変化の様子を図 8 (d) に示す． $\sigma_{BA}$  がどのような値をとっても消費電力比が 1 以上であった．よって、結合後の消費電力は上昇することが認められた．

### 5.3 固有周期を同一にした場合

図 8 (e) に、プラトー時間差  $\tau_{BA}$  の値を変化させたときの Model-A, Model-B の固有周期（両者とも点線“A&B”）と結合後の周期（実線）を示す．横軸が 0.0 [s] のときは 5.1 と同様であり、結合後の振動は結合前と変わらない． $\tau_{BA}$  が正の方向に増加すると、結合後の周期  $T_s$  は結合前の固有周期より小さくなり、加速同期となった．逆に  $\tau_{BA}$  が負の方向に増加して

も結合後は加速同期となったが、 $\tau_{BA} < -0.36$  [s] で減速同期に切り換わった。

消費電力比の変化の様子を図 8(f) に示す。 $-0.34$  [s]  $< \tau_{BA} < 0.12$  [s] の範囲で消費電力比が 1 以下となり、この範囲において結合後の消費電力は低下することがわかった。すなわち、減速同期が生じる時 ( $\tau_{BA} < -0.36$  [s]) は消費電力も上昇し、加速同期が生じる時 ( $\tau_{BA} > -0.36$  [s]) は消費電力の上昇範囲 ( $-0.36$  [s]  $< \tau_{BA} < -0.34$  [s] と  $\tau_{BA} > 0.12$  [s]) と低下範囲 ( $-0.34$  [s]  $< \tau_{BA} < 0.12$  [s]) の両者が存在することがわかった。

## 6. 考 察

### 6.1 静止時間を同一にした場合

結合系を構成する二つの回路振動子の静止時間が同一の場合、プラトー時間差が  $\tau_{BA} > -0.4$  [s] の範囲のどのような値であっても結合系で加速現象は観察されず、消費電力は低下する。それゆえ、静止時間の同一性は主に消費電力の低下に貢献すると考えられる。ただし  $\tau_{BA} < -0.4$  [s] において、減速同期し消費電力は上昇するが、これは Model-B においてプラトー時間がほとんど観察されなくなり (図 9)、回路振動子の特性が変化したためと考えられる。Model-B では、静止時間を 0.5 [s] に固定したままプラトー時間を変化させたため、周期が小さくなるにつれてプラトー時間は観察されなくなる。よって、 $\tau_{BA} < -0.4$  [s] における結合系は、プラトー電位を示す細胞と通常はプラトー電位を示さない細胞 (ただし外部刺激に依存してプラトー電位を示す能力をもつ) の結合系モデルと考えることができる。このとき、消費電力は上昇する (図 8(b))。絶対不応期の小さい (プラトー時間が観察されない) 通常の細胞群の結合系では、加速現象は観察されず、消費電力も低下しないことを示唆している。



図 9 プラトー電位が観察されない回路振動子の時間波形  
Fig. 9 Temporal waveforms of the circuit oscillators without plateau potential.

### 6.2 プラトー時間を同一にした場合

結合系を構成する二つの回路振動子のプラトー時間が同一の場合、静止時間差 (絶対値) が大きくない限り、結合系で加速現象は観察されない。また、消費電力は上昇し、プラトー時間の同一性は加速現象と消費電力の低下のどちらにも貢献しないと考えられる。 $\sigma_{BA} < -0.65$  [s] で加速現象が生じるが、このとき、Model-B の固有周期は Model-A の固有周期の約半分であり、もはや Model-A と Model-B は性質の同じ細胞のモデル化であるとはいえない。Model-A と Model-B の周期差が更に大きくなり、Model-A が近似的に興奮性膜であると仮定すると、この結合系は振動性膜と興奮性膜の拡散結合系モデルであると解釈できる。このような結合系の加速現象は、数理モデルを用いた立場からも報告されている [25]。しかし一方が興奮性膜なので、外部刺激を受けない通常の状態では膜電位が静止し、電力を消費しない。それゆえ結合系においても、系全体の消費電力の低下は望めない。

### 6.3 固有周期を同一にした場合

結合系を構成する二つの回路振動子の固有周期を同一にした場合、プラトー時間差が  $\tau_{BA} > -0.36$  [s] の範囲であれば、結合系で加速現象が観察される。逆に、 $\tau_{BA} < -0.36$  [s] において減速同期するが、これは 6.1 で述べたように、Model-B のプラトー時間の消滅が原因である。そのような特殊な場合を除いて、固有周期の同一性は結合系の加速現象を導くと考えられる。ただし、消費電力が低下することもあれば上昇することもあり、低消費かつ加速情報伝搬が生じるのは、ある限られたパラメータの範囲内である。適度なプラトー時間の差が加速現象の原因である。

## 7. む す び

本論文では、心筋細胞の活動電位波形を定性的に再現する電子回路 (回路振動子) を提案し、その拡散結合系において、結合後の振動周期が結合前の固有周期よりも小さくなる加速現象を調べた。更に、回路振動子における消費電力 (単位時間当りの消費エネルギー) をシミュレーションから計算し、加速現象が生じる時には消費電力が低下する場合があることを示した。

また、心臓の刺激伝導系を構成する細胞群は基本的にペースメーカー細胞であり、確率的に揺らぐ固有周期やプラトー時間を示しながらギャップ結合 (電気シナプス) によって相互結合している。本論文で提示した回路振動子の拡散結合系は上述の心筋細胞群のギャップ

プ結合をモデル化したものであり、モデルで低消費かつ加速同期が生じ得たことは、実際の生体においても生じている可能性を示唆する。

今後の課題は、少ないエネルギー消費でなぜ加速現象を起こすことが可能なのかという疑問に対して、力学的、電気工学的な観点から解析することである。また、実際の生体は多数の細胞群の結合系で構成されるので、今後は二つ以上の回路振動子から構成される結合系の加速現象と消費電力を調べる予定である。

謝辞 本研究の一部は財団法人・山口育英奨学会、財団法人・中部電力基礎技術研究所の補助によった。筆者の一人は、関東職業能力開発大学の田野英一先生から大変有益なコメントを頂いた。

#### 文 献

- [1] M. Adachi and K. Aihara, "Associative dynamics in a chaotic neural network," *Neural Networks*, vol.10, pp.83–98, 1997.
- [2] A.L. Hodgkin and A.F. Huxley, "A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve," *J. Physiol.*, vol.174, pp.504–544, 1952.
- [3] R. FitzHugh, "Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane," *Biophys. J.*, vol.1, pp.445–466, 1961.
- [4] K. Tateno, H. Hayashi, and S. Ishizuka, "Complexity of spatiotemporal activity of neural network model which depends on the degree of synchronization," *Neural Networks*, vol.11, pp.985–1003, 1998.
- [5] T. Yoshinaga, Y. Sano, and H. Kawakami, "A method to calculate bifurcations in synaptically coupled Hodgkin-Huxley equations," *Int. J. Bifurcation Chaos*, vol.9, pp.1451–1458, 1999.
- [6] C. Meunier, "The electrical coupling of two simple oscillators: Load and acceleration effects," *Biol. Cybern.*, vol.67, pp.155–164, 1992.
- [7] 河崎伸子, 土居伸二, 佐藤俊輔, "拡散により結合された BVP 振動子群の振動周期," *信学技報*, MBE93-24, 1993.
- [8] D. Noble, "Applications of Hodgkin-Huxley equations to excitable tissues," *Physiol. Rev.*, vol.46, pp.1–50, 1966.
- [9] J. Keener and J. Sneyd, *Mathematical Physiology*, Springer, New York, 1998.
- [10] Y. Maeda, K. Pakdaman, T. Nomura, S. Doi, and S. Sato, "Reduction of a model for an *Onchidium* pacemaker neuron," *Biol. Cybern.*, vol.78, pp.265–276, 1998.
- [11] S. Doi, S. Nabetani, and S. Kumagai, "Complex nonlinear dynamics of the Hodgkin-Huxley equations induced by time scale changes," *Biol. Cybern.*, vol.85, pp.51–64, 2001.
- [12] S. Doi and S. Kumagai, "Nonlinear dynamics of small-scale biophysical neural networks," in *Biophysical Neural Networks: Foundations of Integrative Neuroscience*, ed. R. Poznanski, Chapter 10, pp.261–301, Mary Ann Liebert, New York, 2001.
- [13] 林 初男, *脳とカオス*, 裳華房, 2001.
- [14] L.D. Harmon, "Studies with artificial neurons, I: Properties and functions of an artificial neuron," *Kybernetik*, vol.1, pp.89–101, 1961.
- [15] J. Nagumo, J. Arimoto, and S. Yoshizawa, "An active pulse transmission line stimulating nerve axon," *Proc. IRE*, vol.50, pp.2061–2070, 1962.
- [16] 関根好文, 鳴海健二, 和田克博, 藤本 忍, "神経軸索膜の興奮現象をシミュレートするハードウェアモデル," *信学論 (D-II)*, vol.J74-D-II, no.9, pp.1273–1281, Sept. 1991.
- [17] N. Hoshimiya, S. Yoshida, K. Shogen, and T. Matsuo, "Two-terminal electronic circuit neuron model with excitable membrane V-I-t characteristics," *Biol. Cybern.*, vol.35, pp.125–130, 1979.
- [18] Y. Maeda and H. Makino, "A pulse-type hardware neuron model with beating, bursting excitation and plateau potential," *BioSystems*, vol.58, pp.93–100, 2000.
- [19] 佐伯勝敏, 関根好文, 合原一幸, "パルス形ハードウェアバーストニューロンモデル," *信学論 (C)*, vol.J83-C, no.3, pp.213–219, March 2000.
- [20] H. Hayashi and S. Ishizuka, "Chaotic nature of bursting discharge in the *Onchidium* pacemaker neuron," *J. Theor. Biol.*, vol.156, pp.269–291, 1992.
- [21] E. Av-Ron, "Modeling a small neural network: The lobster cardiac ganglion," *J. Biol. Syst.*, vol.3, pp.1087–1104, 1995.
- [22] T.R. Chay and D.L. Cook, "Endogenous bursting patterns in excitable cells," *Math. Biosci.*, vol.90, pp.139–153, 1988.
- [23] Y. Maeda, S. Doi, and H. Makino, "Acceleration phenomena of hardware coupled oscillators for cardiac Purkinje fiber cells," *The 5th Int. Workshop on Neuronal Coding*, pp.60–63, 2003.
- [24] 前田義信, 牧野秀夫, 佐藤俊輔, "神経興奮の電子回路モデルが示す分岐構造," *電学論 (C)*, vol.121-C, pp.1153–1159, 2001.
- [25] T.B. Kepler, E. Marder, and L.F. Abbott, "The effect of electrical coupling on the frequency of model neuronal oscillators," *Science*, vol.248, pp.83–85, 1990.

(平成 15 年 5 月 7 日受付, 6 月 28 日再受付,  
7 月 30 日最終原稿受付)





前田 義信 (正員)

1993 阪大・基礎工・生物卒．95 同大大学院博士前期課程了．98 同大学院博士後期課程了．博士(工学)．現在，新潟大・工・福祉人間工・助手．神経興奮に関する電子回路モデルの研究，福祉情報機器の開発・評価に関する研究に従事．日本 ME 学会，

日本生活支援工学会各会員．



坂口 信也

2003 新潟大・工・福祉人間工卒．現在，(株)アルファシステムズ．在学中，回路振動子の加速現象に関する研究に従事．



牧野 秀夫 (正員)

1976 新潟大・工・電子卒．78 同大大学院修士課程了．同年情報工学科勤務．90 助教授．95 教授．現在に至る．この間，83 年より 1 年間，北大・応電研，89 年より 1 年間，カナダ・トロント大学医学部において研究に従事．福祉・医療情報機器の研究

を行っている．工博．日本 ME 学会，電気学会，IEEE 各会員．日本心臓ペースング学会評議員，地理情報システム学会理事．



土居 伸二 (正員)

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，同大基礎工学部生物工学科助手．1996 同大工学部講師．現在，同大大学院工学研究科助教授．1996 文部省在外研究員として，UCSD，コーネル大，ノースカロライ

ナ州立大にて研究に従事．生体システム，非線形ダイナミカルシステム，確率的システムに関する研究に従事．IEEE, SMB (Society for Mathematical Biology), 数理生物懇談会各会員．