

神経振動子の全域結合系における遅い同期振動について (II)

恒木亮太郎[†] 土居 伸二[†]

[†] 京都大学大学院工学研究科電気工学専攻

〒 615-8510 京都市西京区京都大学桂

E-mail: {tneki716@rotary., doi@}kuee.kyoto-u.ac.jp

あらまし 本研究では、単一神経細胞モデルとして 3 次元の拡張 Bonhoeffer-van der Pol 方程式を用いて、大域結合した神経振動子集団のダイナミクスを解析する。以前の報告では、(単一神経振動子の固有周期に比して) 非常に遅い同期振動や振動の停止などの興味深い現象が見られること、特に、速い振動子が遅い同期振動に寄与するという、一見矛盾した現象を示した。本報告では、平衡点の安定性に注目して解析を行い、これらの現象の発生機構について考察する。

キーワード 遅い同期振動, 大域結合系, 神経振動子, 特異摂動系, 安定解析

On a Slow Phase-Locked Oscillation in Globally Coupled Neuronal Oscillators (II)

Ryotaro TSUNEKI[†] and Shinji DOI[†]

[†] Department of Electrical Engineering, Graduate School of Engineering, Kyoto University

Kyotodaigaku-katsura Nishikyo-ku, Kyoto-shi, 615-8510 Japan

E-mail: {tneki716@rotary., doi@}kuee.kyoto-u.ac.jp

Abstract We examine the dynamics in a population of globally coupled neuronal oscillators using the three-dimensional Bonhoeffer-van der Pol equations, which are the simpler single neuron model than the famous Hodgkin-Huxley equations. We have shown that there are interesting phenomena such as slow phase-locked oscillation (compared with the inherent period of each uncoupled oscillator) and the death of all oscillations. In particular, this slow synchronization is caused by the existence of “fast” oscillators. In this report, we discuss the generation mechanism of this slow oscillation by analyzing the stability of the equilibrium point.

Key words slow phase-locked oscillation, globally coupled system, neuronal oscillator, singularly perturbed system, stability analysis

1. ま え が き

生体内には、心拍やサーカディアンリズム (概日リズム) などの様々な振動現象が存在する。これらのマクロな生物リズムは、固有のリズムを持つ振動子が相互作用することによって生み出される。このような生物リズムは生命において重要な役割を担っており、これを解析することによって生命現象をより深く理解することができる。本研究では、生物リズムの調節機構を調べるために、神経振動子の全域結合系を解析する。ここで、大域結合系とは、各振動子が他のすべての振動子と等しく相互作用するようなシステムのことである。

Hodgkin-Huxley (HH) 方程式 [1] は、ヤリイカの巨大軸索の実験に基づいて定式化されたモデルであり、神経細胞の電氣的

興奮現象を定量的に表現するモデルとして広く用いられている。4 変数の常微分方程式で表現される HH 方程式には、複数の時間スケールが存在し、特異摂動系としての性質を有する。この HH 方程式を用いて、大域結合した神経振動子集団が解析され、(単一神経振動子の固有周期に比して) 非常に遅い同期振動や振動の停止などの興味深い現象が示された [2]。しかし、このような現象の発生機構はまだ明らかにされていない。

そこで、本研究では、HH 方程式よりも単純な神経細胞モデルである 3 次元の拡張 Bonhoeffer-van der Pol (BVP) 方程式 (FitzHugh-Nagumo (FHN) 方程式) [3], [4] を用いて、神経振動子の全域結合系を解析する。以前の報告 [5] では、様々な固有周期の分布パターンに対して解析を行い、HH 方程式の場合と同様に特異な振動現象が見られることを示した。特に、非常

に遅い同期振動は速い振動子によって引き起こされるという興味深い事実を示した。本報告では、平衡点の安定性に注目して、非常に遅い同期振動の発生機構を調べる。また、このようなマクロな生物リズムは振動子間のどのような相互作用によって調節されているのかを議論する。

2. 神経振動子の大量結合系における振動現象

N 個の拡張 Bonhoeffer-van der Pol (BVP) 振動子が共通のバッファ（平均場）を通して大量結合したシステムを考える [2], [6] :

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i - \frac{x_i^3}{3} - y_i - z_i + I_{\text{ext}} + D(w - x_i) \quad (1a)$$

$$\frac{dy_i}{dt} = \eta(x_i - ay_i) \quad (1b)$$

$$\frac{dz_i}{dt} = \varepsilon_i(x_i - bz_i), \quad \varepsilon_i \ll 1 \quad (1c)$$

$$\frac{dw}{dt} = \frac{D'}{N} \sum_{i=1}^N (x_i - w) \quad (i = 1, \dots, N) \quad (1d)$$

ここで、 x_i , y_i , z_i はそれぞれ i 番目の振動子の膜電位、回復変数、(遅い) 回復変数、 w は共通のバッファ（平均場）を表す変数である。 I_{ext} は外部から入力される電流を表す。また、 D と D' は結合の強さを表す結合係数である（以下では、簡単のため $D' \equiv D$ とする）。 I_{ext} を除くすべてのパラメータは正の数をとるものとする。ただし、拡張 BVP 方程式は定性的な神経細胞モデルであり、これらの変数やパラメータはすべて無次元である。

式 (1) において、 $D = 0$ とすると、結合していない単一の拡張 BVP 方程式となる。これは元の (2 次元) BVP 方程式に遅い変数 z を導入したものである。このように複数の時間スケールを入れることにより、2 次元システムでは見られないカオス解や非常に遅い振動などの興味深い現象が生じる [7]。

以下では、 $N = 10$ の場合を考える。また、 $a = 3.0$, $b = 1.0$, $\eta = 0.13$, $I_{\text{ext}} = -0.4$ とする。

まず、9 個の速い振動子 ($\varepsilon_i = 0.1$) と 1 個の遅い振動子 ($\varepsilon_i = 0.01$) で結合系が構成される場合を考える。結合係数 D を変化させて、定常状態でのスパイク間隔 (ISI) をプロットすると、図 1(a) のようになる。 $D = 0.0$ のときの x_i 及び w の時間変化を (下から $x_1, x_2, \dots, x_{10}, w$ の順に) 図 1(b) に示す。結合が弱いとき、各振動子は同期していないが、結合を強くしていくと同期するようになる ($D < 0.2$)。 $D = 0.2$ 付近でスパイク間隔が固有周期に比して急激に大きくなっている (図 1(c))。結合をさらに強くすると、各振動子の発火が阻害され、集団全体の振動が停止している。一般に、ホップ分岐から分岐した周期解の周期はそれほど大きくないため、ホモクリニック分岐などの大域的な分岐が起きていると考えられる。

次に、1 個の速い振動子と 9 個の遅い振動子で結合系が構成される場合を考える。図 2(a) にスパイク間隔 (ISI) と結合係数 D の関係を示す。 $D = 0.0$ のときの x_i 及び w の時間変化は図 2(b) のようになる。 D の値を変えてもスパイク間隔はほとんど変化せず、遅い同期振動は生じていない (図 2(c))。

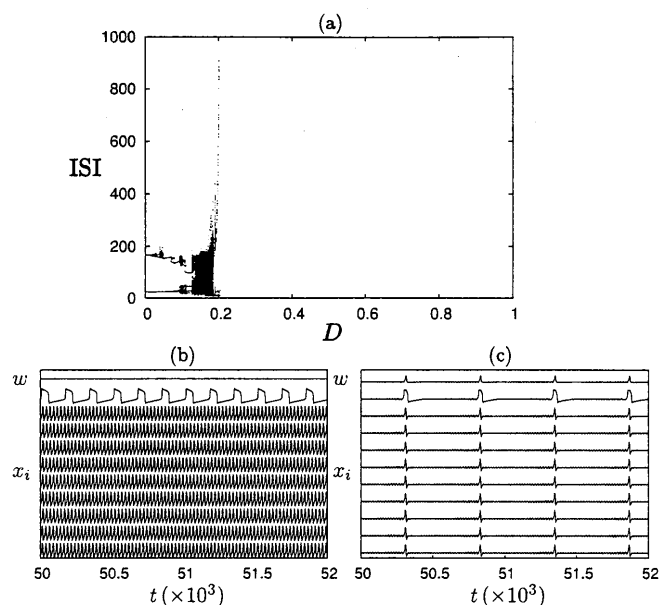


図 1 (a) スパイク間隔 (ISI) と結合係数 D の関係. (b) $D = 0.0$, (c) $D = 0.2$ のときの x_i 及び w の時間変化 (速い振動子 ($\varepsilon_i = 0.1$): 9 個, 遅い振動子 ($\varepsilon_i = 0.01$): 1 個)。

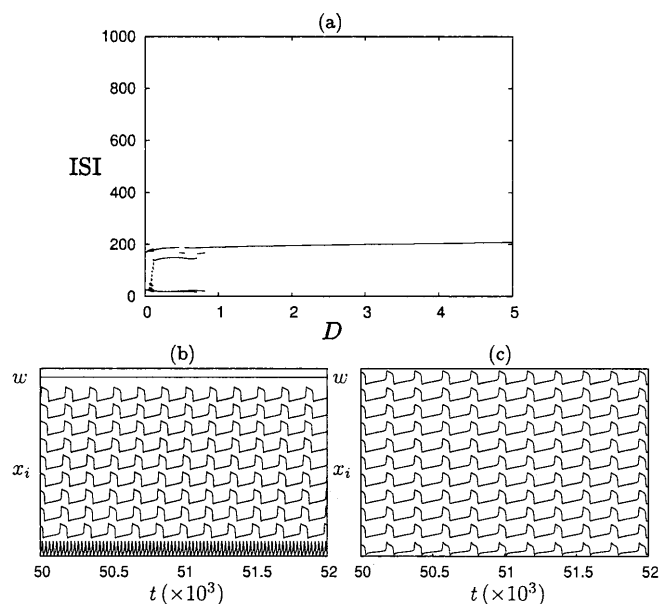


図 2 (a) スパイク間隔 (ISI) と結合係数 D の関係. (b) $D = 0.0$, (c) $D = 2.0$ のときの x_i 及び w の時間変化 (速い振動子 ($\varepsilon_i = 0.1$): 1 個, 遅い振動子 ($\varepsilon_i = 0.01$): 9 個)。

以上のことから、非常に遅い同期振動や振動の停止などの特異な現象が生じるためには、速い振動子の存在が重要であることが分かる。すなわち、速い振動子がマクロな生物リズムに大きな影響を与えられられる。

3. 平衡点の安定解析

非常に遅い同期振動が発生する場合、 D の値をそこから少し大きくすると、すべての振動が停止している (図 1)。一方、遅い同期振動が起きない場合は、 D の値を変化させても、振動が停止することはない (図 2)。したがって、遅い同期振動と平

平衡点の安定性には何らかの関係があると予想される．そこで，平衡点の安定解析を行い，遅い同期振動の発生機構について考察していく．

ここでは，次のような 2 種類の振動子によって結合系が構成される場合を考える．

$$\varepsilon_i = \begin{cases} \bar{\varepsilon}_1 & (i = 1, \dots, M), \\ \bar{\varepsilon}_2 & (i = M + 1, \dots, N), \end{cases} \quad \bar{\varepsilon}_1 \geq \bar{\varepsilon}_2 \quad (2)$$

また，すべての振動子に対する比率をそれぞれ $p (= M/N)$ ， $1 - p$ とする．本報告を通して，以下の仮定をおく．

[仮定 1] 任意の I_{ext} に対して，単一の拡張 BVP 振動子の平衡点は唯一であるとする．

単一振動子の平衡点を $(x, y, z) = (\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$ とおくと， $\bar{x}$ は

$$\frac{\bar{x}^3}{3} + \left(\frac{1}{a} + \frac{1}{b} - 1\right) \bar{x} - I_{\text{ext}} = 0 \quad (3)$$

を満たす．この仮定が成り立つための必要十分条件は以下のよう表される．

$$\frac{1}{a} + \frac{1}{b} \geq 1 \quad (4)$$

[仮定 2] 結合していない ($D = 0$) ときの各振動子の平衡点は不安定であるとする．各振動子の平衡点 $(\bar{x}, \bar{y}, \bar{z})$ におけるヤコビ行列の固有方程式は，

$$\lambda^3 + (a\eta + \bar{x}^2 - 1 + O(\varepsilon_i)) \lambda^2 + [\eta \{1 + a(\bar{x}^2 - 1)\} + O(\varepsilon_i)] \lambda + O(\varepsilon_i) = 0 \quad (5)$$

となる．式 (5) の左辺の λ^2 または λ の係数が負の数であれば，各振動子の平衡点は不安定になる．したがって，この仮定が成り立つための必要十分条件は以下ようになる．

$$a\eta + \bar{x}^2 - 1 < 0 \quad \text{または} \quad 1 + a(\bar{x}^2 - 1) < 0 \quad (6)$$

仮定 1 より，

$$(x_i, y_i, z_i) = (\bar{x}, \bar{y}, \bar{z}) \quad (i = 1, \dots, N) \quad (7)$$

$$w = \bar{x}$$

は結合系の平衡点となる．平衡点 (7) におけるヤコビ行列の固有多項式 $\Psi(\lambda)$ は以下ようになる．

$$\Psi(\lambda) = \det \begin{pmatrix} N_1 & & & & & d^T \\ & \ddots & & & & \vdots \\ & & N_1 & & & d^T \\ & & & N_2 & & d^T \\ & & & & \ddots & \vdots \\ & & O & & & N_2 & d^T \\ d & \dots & d & d & \dots & d & -D - \lambda \end{pmatrix} \quad (8)$$

$$= \{\det(N_1)\}^{Np-1} \cdot \{\det(N_2)\}^{N(1-p)-1} \cdot \det(H)$$

ただし，

$$d = \begin{pmatrix} D & 0 & 0 \end{pmatrix} \quad (9)$$

$$N_i = \begin{pmatrix} 1 - \bar{x}^2 - D - \lambda & -1 & -1 \\ \eta & -a\eta - \lambda & 0 \\ \bar{\varepsilon}_i & 0 & -\bar{\varepsilon}_i b - \lambda \end{pmatrix} \quad (10)$$

$$H = \begin{pmatrix} N_1 & O & d^T \\ O & N_2 & d^T \\ pd & (1-p)d & -D - \lambda \end{pmatrix} \quad (11)$$

である．式 (8)–(11) より，平衡点の安定性は振動子の数 N には依存せず，振動子の比率 p と結合係数 D に依存して決まることが分かる．

3.1 $\det(N_i)$ の安定性

まず， $\det(N_i)$ の安定性について考える．

$$\det(N_i) = -\lambda^3 - (a\eta + b\bar{\varepsilon}_i + \bar{x}^2 - 1 + D)\lambda^2 - \{ab\eta\bar{\varepsilon}_i + \eta + \bar{\varepsilon}_i + (a\eta + b\bar{\varepsilon}_i)(\bar{x}^2 - 1 + D)\}\lambda - \eta\bar{\varepsilon}_i \{a + b + ab(\bar{x}^2 - 1 + D)\} \quad (12)$$

ここで， λ^2 ， λ^1 ， λ^0 の係数をそれぞれ A_1 ， A_2 ， A_3 とすると， $\det(N_i)$ が安定であるための必要十分条件は次のようになる．

$$A_1 > 0, \quad A_2 > 0, \quad A_3 > 0, \quad A_1 A_2 - A_3 > 0 \quad (13)$$

式 (4) より， A_3 は

$$A_3 = ab\eta\bar{\varepsilon}_i \left(\frac{1}{a} + \frac{1}{b} - 1 + \bar{x}^2 + D\right) > 0 \quad (14)$$

となり，常に $A_3 > 0$ が成り立つ．また， $A_1 A_2 - A_3 > 0$ が成り立つとき， $A_1 > 0$ または $A_2 > 0$ ならば，もう一方も自動的に成り立つ．したがって， $\det(N_i)$ が安定であるための必要十分条件は，

$$A_1 > 0 \quad \text{かつ} \quad A_1 A_2 - A_3 > 0 \quad (15)$$

または

$$A_2 > 0 \quad \text{かつ} \quad A_1 A_2 - A_3 > 0 \quad (16)$$

となる．

$D \gg 1$ のとき， $A_1 > 0$ かつ $A_2 > 0$ が成り立つ． $f(D) = A_1 A_2 - A_3$ とおくと， $f(D)$ は D に関する 2 次式となり， I_{ext} を除くすべてのパラメータが正の数であることから，

$$f(D) = (a\eta + b\bar{\varepsilon}_i)D^2(1 + O(1/D)) > 0 \quad (17)$$

となる．したがって， $\det(N_i)$ は $D \gg 1$ で安定である．一方， $D \ll 1$ のときは，仮定 2 より， $\det(N_i)$ は不安定であることが分かる．

ここで， $f(D) = 0$ の解について考える． $f(D)$ の判別式を Δ とおくと，

$$\Delta = \eta^2(a^2\eta - 1)^2 + 2\eta\bar{\varepsilon}_i(1 + a^2\eta) + O(\bar{\varepsilon}_i^2) > 0 \quad (18)$$

となることから， $f(D) = 0$ は異なる 2 つの実数解を持つこと

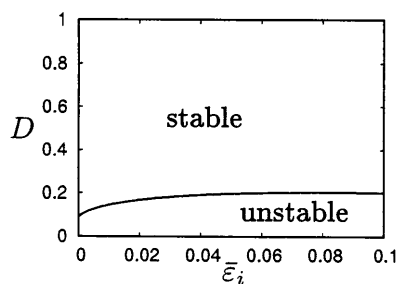


図3 $(\bar{\varepsilon}_i, D)$ 平面における $\det(N_i)$ の安定領域. $a = 3.0$, $b = 1.0$, $\eta = 0.13$, $I_{\text{ext}} = -0.4$.

が分かる. これを D^- , D^+ ($D^- < D^+$) とおく.

$A_1 > 0$, $A_2 > 0$, $f(D) > 0$ を解くと,

$$D > D_1 := -\{a\eta + b\bar{\varepsilon}_i + \bar{x}^2 - 1\} \quad (19)$$

$$D > D_2 := -\frac{ab\eta\bar{\varepsilon}_i + \eta + \bar{\varepsilon}_i + (a\eta + b\bar{\varepsilon}_i)(\bar{x}^2 - 1)}{a\eta + b\bar{\varepsilon}_i} \quad (20)$$

$$D < D^-, \quad D^+ < D \quad (21)$$

となる. $D^- < D_1$, $D_2 < D^+$ より, $\det(N_i)$ が安定であるための必要十分条件は次のようになる.

$$D > D^+ := \frac{-[\eta\{a^2\eta + 1 + 2a(\bar{x}^2 - 1)\} + O(\bar{\varepsilon}_i)] + \sqrt{\Delta}}{2a\eta + O(\bar{\varepsilon}_i)}$$

また, 特異極限 ($\bar{\varepsilon}_i = 0$) を考えると,

(i) $1 - a^2\eta > 0$ の場合

$$D > -\frac{\{1 + a(\bar{x}^2 - 1)\}}{a} \quad (22)$$

(ii) $1 - a^2\eta < 0$ の場合

$$D > -(a\eta + \bar{x}^2 - 1) \quad (23)$$

$a = 3.0$, $b = 1.0$, $\eta = 0.13$, $I_{\text{ext}} = -0.4$ として, $(\bar{\varepsilon}_i, D)$ 平面に $\det(N_i)$ の安定領域を描くと, 図3のようになる.

3.2 速い振動子の時定数と平衡点の安定性

次に, $(\bar{\varepsilon}_i, D)$ 平面上で平衡点の安定性を調べる. $(\bar{\varepsilon}_2, D)$ 平面における $\Psi(\lambda)$ の安定領域を数値計算により描くと, 図4のようになる. ここでは, $\bar{\varepsilon}_1 = 0.1$ と固定し, p と D の値を変化させている. また, 実線と破線はそれぞれ $\det(H)$ と $\det(N_i)$ の安定領域の境界を表している. $\det(H)$ の安定領域は $\det(N_i)$ の安定領域に含まれていることから, $(\bar{\varepsilon}_2, D)$ 平面上では, $\Psi(\lambda)$ の安定性は $\det(H)$ によって決まることが分かる.

$p = 0.0$ (図4(a)) のとき, $\bar{\varepsilon}_2 < 0.064$ では D の値を変化させても平衡点は安定にならず, 平衡点の安定性が変化するための $\bar{\varepsilon}_2$ の限界値が存在することが分かる. 遅い同期振動は(大域結合系の)ホップ分岐近傍で起きている. したがって, このことは, 遅い同期振動が起きるためには速い振動子が必要であるということを示している.

速い振動子の比率 p を大きくし, $p = 0.4$ としたときの平衡点の安定領域は図4(b)のようになる. $0.013 < \bar{\varepsilon}_2 < 0.04$ では D の値を変化させても平衡点は安定にならないが, $0 < \bar{\varepsilon}_2 < 0.013$

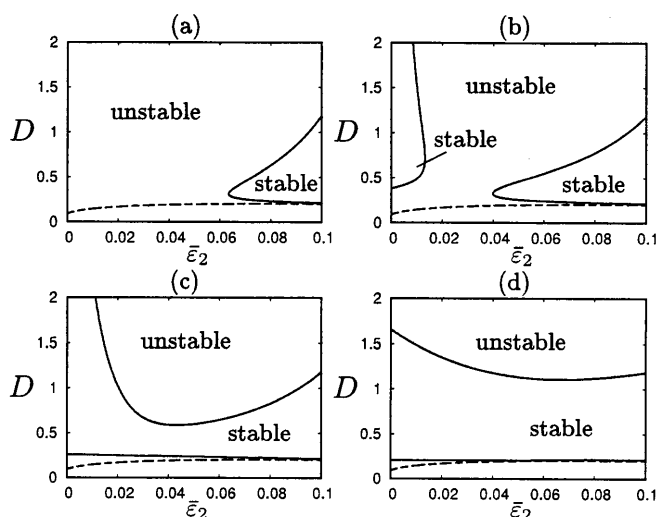


図4 $(\bar{\varepsilon}_2, D)$ 平面における $\Psi(\lambda)$ の安定領域. 実線と破線はそれぞれ $\det(H)$ 及び $\det(N_i)$ の安定領域の境界を表している. $a = 3.0$, $b = 1.0$, $\eta = 0.13$, $I_{\text{ext}} = -0.4$. (a) $p = 0.0$. (b) $p = 0.3$. (c) $p = 0.4$. (d) $p = 0.9$.

では平衡点が安定になる領域が存在している. したがって, $\bar{\varepsilon}_2$ の値が小さい範囲でも, 平衡点が安定になる領域が存在する場合があるということが分かる.

$p = 0.4$ (図4(c)) とすると, すべての $\bar{\varepsilon}_2$ に対して, 平衡点が安定になる領域が存在している. p の値をさらに大きくして, $p = 0.9$ (図4(d)) とすると, 平衡点の安定領域はさらに広がっていることが分かる.

3.3 速い振動子の比率と平衡点の安定性

ここでは, 速い振動子の比率と平衡点の安定性との関係性を調べる. (p, D) 平面における $\Psi(\lambda)$ の安定領域を数値計算により描くと, 図5のようになる. l_1 , l_2 , l_3 はそれぞれ $\det(N_1)$, $\det(N_2)$, $\det(H)$ の安定領域の境界を表している. l_1 (l_2) の下側では $\det(N_1)$ ($\det(N_2)$) は不安定で, 上側では安定である. l_3 の内側では $\det(H)$ は安定で, 外側では不安定である.

図5(a)–(d) では, $\Psi(\lambda)$ の安定性は $\det(N_i)$ には依存せず, $\det(H)$ に依存する. 一方, 図5(e)–(f) では, $\Psi(\lambda)$ の安定性は $\det(N_i)$ と $\det(H)$ の両方に依存する. これより, $\bar{\varepsilon}_1$ と $\bar{\varepsilon}_2$ の値が両方とも小さい場合, $\Psi(\lambda)$ の安定性は $\det(N_i)$ にも依存するようになることが分かる.

$\bar{\varepsilon}_1 = 0.1$ のとき, $\bar{\varepsilon}_2$ の値を小さくすると, 平衡点の安定領域は広がっている (図5(a)–(c)). 一方, $\bar{\varepsilon}_2 = 10^{-10}$ と固定して, $\bar{\varepsilon}_1$ の値を小さくすると, 平衡点の安定領域は狭くなっている (図5(c)–(f)). $\bar{\varepsilon}_1$ の値をさらに小さくすると, 平衡点の安定領域は消滅する. これより, $\bar{\varepsilon}_1$ と $\bar{\varepsilon}_2$ の値を両方とも小さくすると, 安定領域は狭くなっていくことが分かる.

また, p が小さい範囲では, 平衡点の安定性は変化していない. したがって, 平衡点の安定性が変化するためには, 速い振動子がある一定の比率で存在する必要があるということが分かる. ただし, 図5(e)–(f) では, p が大きい範囲でも平衡点の安定性が変化しなくなっているが, $\bar{\varepsilon}_1$ と $\bar{\varepsilon}_2$ の値が両方とも小さく, これらは速い振動子とは言えない.

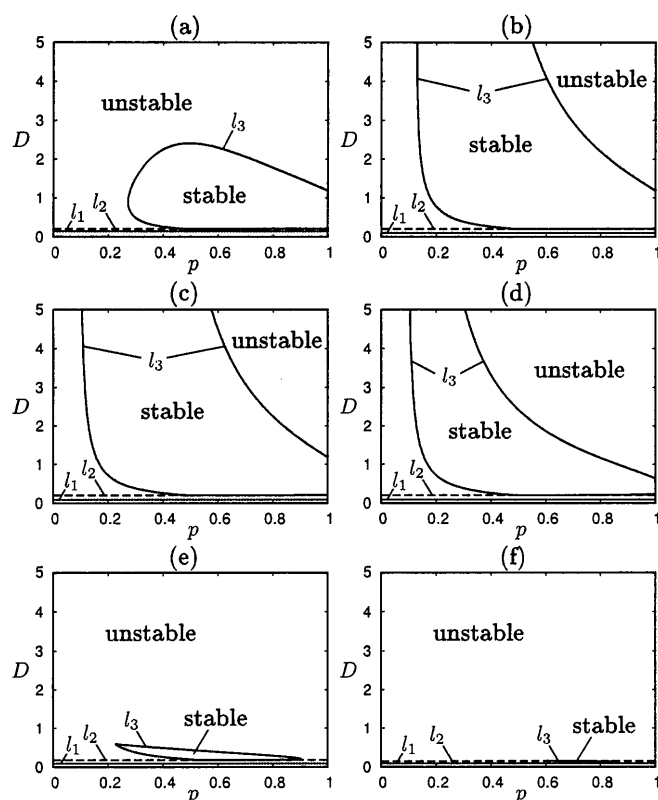


図 5 (p, D) 平面における $\Psi(\lambda)$ の安定領域. l_1, l_2, l_3 はそれぞれ $\det(N_1), \det(N_2), \det(H)$ の安定領域の境界を表している. $a = 3.0, b = 1.0, \eta = 0.13, I_{\text{ext}} = -0.4$. (a) $\bar{\varepsilon}_1 = 0.1, \bar{\varepsilon}_2 = 0.01$. (b) $\bar{\varepsilon}_1 = 0.1, \bar{\varepsilon}_2 = 0.001$. (c) $\bar{\varepsilon}_1 = 0.1, \bar{\varepsilon}_2 = 10^{-10}$. (d) $\bar{\varepsilon}_1 = 0.08, \bar{\varepsilon}_2 = 10^{-10}$. (e) $\bar{\varepsilon}_1 = 0.03, \bar{\varepsilon}_2 = 10^{-10}$. (f) $\bar{\varepsilon}_1 = 0.01, \bar{\varepsilon}_2 = 10^{-10}$.

4. あとがき

本研究では、神経細胞モデルとして拡張 BVP 方程式を用いて、神経振動子の大量結合系のダイナミクスを解析した。非常に遅い同期振動は大量結合系のホップ分岐近傍で起きていることから、平衡点の安定性と何らかの関係があると考え、平衡点の安定領域を解析的及び数値的に求めた。

まず、 $\det(N_i)$ の安定領域を $(\bar{\varepsilon}_i, D)$ 平面上で解析的に求めた。次に、 $(\bar{\varepsilon}_2, D)$ 平面上で平衡点の安定領域を数値計算により求めることで、速い振動子の時定数と平衡点の安定性との関係を調べた。結合系が 1 種類の振動子によって構成される場合、平衡点の安定性が変化するためには、時定数の逆数がある一定値よりも大きい必要がある。このことは、遅い同期振動が起きるためには速い振動子が必要であるということを示している。しかし、結合系が 2 種類の振動子によって構成される場合、時定数の逆数の値が小さい範囲でも平衡点が安定になる領域が存在することがある。すなわち、遅い振動子がある一定の割合で存在しても、平衡点の安定性が変化する場合がある。

また、 (p, D) 平面上で平衡点の安定領域を数値計算により求めることで、速い振動子の比率と平衡点の安定性との関係を調べた。平衡点の安定性が変化するためには、速い振動子がある一定の比率で存在する必要があるということが分かった。

平衡点が安定になる領域がある $\bar{\varepsilon}_i$ (または p) の範囲と遅い同期振動が起きる $\bar{\varepsilon}_i$ (または p) の範囲は完全には一致していない。今後は、システムの大域的な分岐構造を調べることなどにより、遅い同期振動の発生機構をより詳細に解析していく必要がある。

謝辞 本研究の一部は、総合科学技術会議により制度設計された最先端研究開発支援プログラム (FIRST 合原最先端数理モデルプロジェクト) により、日本学術振興会を通して助成を受けた。また、科研費 (24500274) により助成を受けた。

文 献

- [1] 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. 117, pp. 500–544 (1952)
- [2] K. Sugimoto, Y. Nii, S. Doi, and S. Kumagai: Frequency variability of neural rhythm in a small network of pacemaker neurons, *Proc. of AROB 7th '02*, pp. 54–57 (2002)
- [3] R. FitzHugh: Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane, *Biophys. J.*, Vol. 1, pp. 445–466 (1961)
- [4] J. Nagumo, S. Arimoto, and S. Yoshizawa: An active pulse transmission line simulating nerve axon, *Proc. IRE*, Vol. 50, pp. 2061–2070 (1962)
- [5] 恒木亮太郎, 土居伸二: 神経振動子の大量結合系における遅い同期振動について, 信学技報 NLP2011–116, pp. 135–140 (2011)
- [6] S. Doi and S. Sato: Regulation of differentiation in a population of cells interacting through a common pool, *J. Math. Biol.*, Vol. 26, pp. 435–454 (1988)
- [7] S. Doi and S. Kumagai: Generation of very slow neuronal rhythms and chaos near the Hopf bifurcation in single neuron models, *J. Comp. Neurosci.*, Vol. 19, pp. 325–356 (2005)