解説

ニューロンと神経回路網のダイナミカルな性質: カオス, 同期, リズム, 伝搬

林 初男 九州工業大学

Neurons respond not only regularly but also irregularly to periodic stimulation depending on the stimulus strength and frequency. In the brain, field potential oscillations (rhythms) also respond not only regularly but also irregularly. These irregular responses are not stochastic, but deterministic chaos being subject to a simple nonlinear dynamical rule. This implies that neuron and neural network models described by deterministic dynamical equations reproduce even complex activities. In this review, I focus on dynamical features of neurons and neural networks such as chaos, synchronization, rhythm, and propagation. I will also mention the theta traveling wave in one direction, which would be crucial for sequence learning in the hippocampus.

Neuron / Brain / Nonlinear dynamics / Chaos / Rhythm / Propagation

1.

はじめに

30 年以上昔のことになるが, 生物システムを非平衡・非線形の観点から明らかにしようという研究が, 日本生物物理学会で活発に行われた時期があった. 生物システムが非線形系としての性質をうまく使い, 非平衡状態で機能していると感じていたからである.

当時, 非線形力学の観点からは, ニューロンが引き込み現象を起こすということ位しか分かっていなかった. しかし, 実際にニューロンを周期刺激すると, どう理解してよいか分からない複雑な応答がいくらかでも生じ, それらの応答の再現性も乏しかった.

このようなニューロンの複雑な応答が決定論的カオスであるという証拠が示されたのは 1982 年のことである. ニューロンの複雑で予測不可能な応答が非常に簡単な非線形力学則に従う決定論的な現象であることが明らかにされたのである¹⁾⁻⁵⁾. その後, イカの巨大軸索のカオス応答も明らかにされており⁶⁾, ニューロンモデルを用いた数多くの研究もなされた^{7)-9), 15)}.

脳の複雑な応答も決定論的カオスであることが明らかにされている^{10), 11)}. 脳のカオス応答は刺激に対する脳のリズム活動の非線形応答であり, ニューロン集団の同期の程度や同期したニューロンの数が複雑に応答したものである. これも簡単な非線形力学則に従う現象であるが, これらのリズム活動や応答は神経回路網全体で同期しているわけではなく, バースト発火の伝搬も生じている.

海馬では場所の時系列情報の記憶や想起のために, 場所細胞の発火が θ リズムの位相に圧縮コードされる

ことが分かっている¹²⁾. この θ リズムは空間的に同期していると考えられてきたが, 実際は海馬の長軸方向に伝搬していることが最近明らかにされ^{13), 14)}, 時系列学習の観点からも伝搬するリズムの重要性が認識され始めた.

この解説では, カオス, 同期, リズム, 伝搬など, ニューロンや神経回路網のダイナミカルな性質に焦点を当てる.

2.

ニューロンのカオス活動

ニューロンに周期刺激を加えると, n 回の刺激に対して m 回発火する $m:n$ 引き込みだけでなく, 不規則な応答も生じる. この複雑で一見ランダムに見える応答は, 非線形力学系にみられる決定論的カオスと呼ばれる非周期振動である.

ニューロンのカオス応答は, イソアワモチという軟体動物の巨大ニューロンを用いて初めて明らかにされた¹⁾. 交流電流刺激に対する膜電位応答 $V(t)$ とその微分 $dV(t)/dt$ を二次元平面 ($V, dV/dt$) にプロットすると, 図 1a に示すような曲線が描かれる. この曲線を軌道と呼んでおり, 左側の楕円軌道はしきい値以下の膜電位振動を表し, 右側に飛び出した軌道は活動電位を表している. カオス応答の場合, 刺激を受けるたびに活動電位の高さや形が不規則に変化するので, 活動電位を表す軌道が不規則に変化することになる.

この不規則な変化はイオンチャネルの非線形な力学特性によって生じている. すなわち, 活動電位のあとに絶対不応期や相対不応期が存在するため, これらの

Dynamical Features of Neurons and Neural Networks: Chaos, Synchronization, Rhythm, and Propagation

Hatsuo HAYASHI

Kyushu Institute of Technology

不応期を十分脱しない状態で次の刺激を受けると活動電位の振幅や幅が変化する。

長時間の応答波形を用いて軌道を描くと、図 1b に示すように、軌道は二次元平面のある領域を埋め尽くす。これをアトラクタと呼んでいる。

周期刺激として交流電流がニューロンに加えられているので、アトラクタの幾何学構造を調べるために、図 1 の二次元平面に交流電流の位相 ϕ を新たな軸として追加した三次元空間 $(V, dV/dt, \phi)$ を用いる。 $0 < \phi < 2\pi$ の範囲で軌道を重ね描きした様子とアトラクタの概形が図 2 に模式的に示されている。

ϕ 軸に垂直な平面 S で軌道を切って得られる交点 $\{P_1, P_2, P_3, \dots\}$ の集合としてアトラクタの断面を得ることができ (図 2a), 9 枚の平面 S で切ったアトラクタの断面 (a ~ i) が図 2b に示されている。これらの断面が曲線であることからアトラクタは扁平なリボン状であることが分かる。

図 2b の 9 つの断面を見ると、断面が次第に伸び (a-d), 折れ曲がり (e-f), つぶれている (g-i) ことが分かる。これは時間とともにアトラクタが引き伸ばさ

図 1 イソアワモチ巨大ニューロンのカオス応答。二次元平面 $(V, dV/dt)$ で再構成した軌道とアトラクタ。(a) 短時間の波形から再構成したもので、軌道を見ることができる。文献 15 から引用。(b) 低いサンプルレートで長時間の波形から再構成したもので、二次元平面に射影したアトラクタの概形を見ることができる。文献 1 から引用。

図 2 イソアワモチ巨大ニューロンのカオス応答。(a) 三次元空間 $(V, dV/dt, \phi)$ を走る軌道。 ϕ 軸に垂直な平面 S と軌道の交点の集合はアトラクタの断面を与える。(b) アトラクタと断面。アトラクタの濃い灰色の部分折れ畳まれている。また、9 枚の平面 S でアトラクタを切った断面が示されている (a ~ i)。分かりやすいように、模式図で示されている。文献 15 の図を改変。

れ、次に折れ畳まれていることを示しており、アトラクタの「引き伸ばしと折れ畳み」と呼ばれている。このアトラクタの引き伸ばしと折れ畳みが交流電流の周期で繰り返されるので、アトラクタ内を走る軌道は複雑で予測不可能になる。このような決定論的な仕組みで生じる軌道の複雑な振舞いをカオスと呼んでいる。

この複雑で予測不可能な振舞いを支配している力学則を求めてみよう。図 2a に示した平面 S と軌道との交点 $\{P_1, P_2, P_3, \dots\}$ の V 座標を用い、図 3a の実線で示すように、対角線を利用して座標 $(V_1, V_2), (V_2, V_3), (V_3, V_4), \dots$ に点を打つと、それらの点の集合として一次元写像 $F: V_n \rightarrow V_{n+1}$ を求めることができる。

図 3b は、このようにしてイソアワモチ巨大ニューロンのカオス応答から求めた一次元写像である。上に凸な関数になっており、交点 P_n を通った軌道が次に通る交点 P_{n+1} との間に決定論的な関係 $V_{n+1} = F(V_n)$ が成り立っていることが分かる。したがって、軌道の振舞いが複雑で予測不可能であっても、その振舞いは非常に簡単な非線形力学則 F に従っていることが分かる。

イソアワモチの食道環神経節には、自発的に発火を繰り返すペースメーカーニューロンも存在する。このニューロンでも、周期刺激に対する引き込み現象やカオス応答などが明らかにされている²⁾⁻⁴⁾。また、このペースメーカーニューロンは、周期刺激が無くても、脱分極することによって自発的に周期発火やカオス発火を起こすことが分かっている⁵⁾。

3.

脳のカオス応答

ニューロンが互いに結合されて集団化すると、個々のニューロンの自由な振舞いは制限され、全体としての振舞いに束ねられていく。その結果、脳では興奮の同期、カオス、リズム、伝搬などが生じる。このような集団活動も簡単な非線形力学則に従う現象である。

図 3 イソアワモチ巨大ニューロンのカオス応答。(a) 一次元写像の求め方。図 2a の平面 S と軌道との交点 $\{P_1, P_2, P_3, \dots\}$ の V 座標を用い、実線で示すように、対角線を利用して座標 $(V_1, V_2), (V_2, V_3), (V_3, V_4), \dots$ に点を打つ。それらの点の集合として一次元写像 $F: V_n \rightarrow V_{n+1}$ を得ることができる。(b) 図 2 の断面 d から求めた一次元写像。文献 1 の図を改変。

ペニシリンを含む人工脳髄液で海馬の横断面スライスを灌流すると、CA3 領野の錐体細胞は自発的に繰り返しバースト発火を起こすようになる。このとき、個々の錐体細胞のバースト発火はスライスの小さな神経回路網全体でほぼ同期していると考えられる。

海馬横断面スライスの CA3 錐体細胞集団の応答を観測するには、パルス電流で苔状線維を周期的に刺激し、CA3 錐体細胞層に置いた細胞外記録電極で電場電位を記録すればよい。電場電位の振幅は同期した細胞の数や同期の程度に依存する。

刺激に用いたパルス電流の振幅がそれほど大きくなければ、刺激の周波数（パルス間隔の逆数）に依存して、電場電位は $1:n$ 引き込み ($n=1, 2, 3, \dots$) を起こす。パルス電流の振幅がある程度大きくなると、適当な刺激周波数範囲でカオス応答が生じる¹⁰⁾。

図 4a_i と b_i に $1:1$ 引き込みとカオス応答の例が示されている。下のトレースは周期的に加えたパルス電流で、上のトレースは CA3 錐体細胞層から記録した電場電位応答である。一次元写像は、 $1:1$ 引き込みの場合、刺激の周期でサンプルした電場電位が対角線上の一点の周りに集まり（図 4a_{ii}）、カオス応答の場合は、上に凸な関数を示している（図 4b_{ii}）。

麻酔をかけた動物の脳からカオス応答を記録することもできる。末梢の感覚受容器から脳への経路は、延髄を通ったあと内側毛帯を形成し、視床で中継されて新皮質第一次体性感覚野に達する。したがって、内側毛帯を周期的に電気刺激し、第一次体性感覚野の表面から電場電位を記録すれば、周期刺激に対する体性感覚野の応答を観測することができる。この場合も、内側毛帯刺激の周波数と強さに依存して、引き込みやカオス応答が生じる¹¹⁾。

図 5a_i の下のトレースは内側毛帯刺激に用いた電流パルスで、上のトレースはそれに対する電場電位の

図 4 苔状線維刺激に対する海馬 CA3 領野の電場電位応答。海馬横断面スライス。(a) $1:1$ 引き込み。(b) カオス応答。(i) 周期的に苔状線維に加えたパルス電流（下のトレース）と電場電位応答（上のトレース）。(ii) 一次元写像。刺激の周期で電場電位をサンプルし、その時系列から求めた。文献 10 から引用。

図 5

内側毛帯刺激に対する第一次体性感覚野の電場電位応答。麻酔したラットの皮質表面から記録。第一次体性感覚野は δ リズムを起こしている。(a) $1:2$ 引き込み。(b) カオス応答。(i) は内側毛帯刺激に用いたパルス電流（下のトレース）と電場電位応答（上のトレース）。(ii) は一次元写像。刺激の周期でサンプルした電場電位の時系列から求めた。文献 11 から引用。

$1:2$ 引き込みの例である。内側毛帯を 2 回刺激するたびに大きな電場電位応答が生じている。一次元写像を求めると、サンプルした電場電位は対角線に関して対称な 2 つの点の周りに集まっている（図 5a_{ii}）。

図 5b_i はカオス応答の例であり、内側毛帯刺激に対して電場電位が不規則に反応しているのが分かる。一次元写像を求めると、上に凸な関数になっている（図 5b_{ii}）。この一次元写像は、 δ リズムを起こしている第一次体性感覚野の複雑な電場電位応答が簡単な非線形力学則に従うカオスであることを示している。

4.

海馬におけるバースト発火の同期と伝搬

海馬横断面スライスの CA3 錐体細胞層（長さ約 1 mm）に $250 \mu\text{m}$ 間隔で置いた 4 本の記録電極で電場電位を同時記録し、それらの相互相関関数を求めると電場電位応答の同期の程度を知ることができる。

引き込みとカオス応答の相互相関関数はいずれも中央 ($t=0$) に大きなピークを持っており、電場電位応答が海馬スライスの CA3 領野全体でかなり良く同期していることを示している¹⁰⁾。しかし、厳密には、中央のピークはいずれの場合も縦軸 ($t=0$) から少しずれており、錐体細胞集団のバースト発火が伝搬していることが分かる。伝搬速度を見積もると約 0.1 m/s であり、バースト発火が海馬の横断面方向に CA3 領野を端から端まで伝搬するのに要する時間は 10 ms 足らずである。これはバースト発火の周期（数百 ms）と比べると十分短く、伝搬しているとはいえ、海馬の横断面方向には CA3 領野全体でバースト発火がほぼ同期していると考えてよいだろう。

海馬の CA3 縦断面スライスでも、ニューロン発火の伝搬が報告されている¹⁶⁾。その伝搬速度は 0.15 m/s

であり、バースト発火が背側海馬の縦断面方向（長軸方向）に端から端まで伝搬するのに要する時間は100 ms余りである。これはトラックを走っているラットの海馬 CA1 領野から記録した θ リズムの海馬長軸に沿った伝搬速度と合っている¹³⁾。

バースト発火が背側海馬の長軸方向に沿って端から端まで伝搬するのに要する時間（100 ms 余り）はバースト発火の周期（ θ 周期、約 100 ms）とほぼ同じで、海馬の長軸方向には海馬全体でバースト発火が同期しているとは言えない。また、10 ms 以下の伝搬を同期した状態にあると考えれば、同期した錐体細胞集団の大きさは、海馬の長軸の長さの 1/10 程度ということになる。このような同期可能な錐体細胞集団が入力に対して応答し、その応答が興奮波として海馬の長軸に沿って伝搬していることになる。

5. 神経回路網モデルによるリズムと伝搬の再現

神経科学的知見に基づいた錐体細胞と抑制性介在ニューロンのコンダクタンスベースモデルを用いて神経回路網モデルを構成すると、海馬 CA3 領野で自発的に起こるリズムとバースト発火の伝搬を再現できる[モデルの詳細については文献 15 または文献 17 を参照]。

本神経回路網モデルは、興奮性と抑制性結合の強さに依存して 4 種類の電場電流振動（てんかん、 δ リズム、 θ リズム、 β リズム）を起こす¹⁷⁾。電場電流は神経回路網モデルの中央の 16 個の錐体細胞に生じたシナプス電流の和として定義されている。媒質のコンダクタンス分布が時間とともに変化せず、主に抵抗成分であると仮定すれば、電場電流は電場電位に比例する。

縦軸に錐体細胞と抑制性ニューロンを並べ、それらが発火した時刻に点を打ったラスタ図（図 6a_i-c_i）は、てんかん、 δ リズム、あるいは θ リズムが起きているとき（図 6a_{ii}-c_{ii}）、バースト発火が複雑に伝搬していることを示している。

この神経回路網モデルに周期的シナプス入力を加えると、各リズムの応答を見ることができる¹⁷⁾。カオス応答を起こすのはてんかんと δ リズムである。図 7 は δ リズムのカオス応答の例である。一次元写像は上に凸な関数となり、カオスの特徴を良く表している。

6. 局所刺激によるバースト発火の放射状伝搬

興奮性シナプスのスパイクタイミングに依存した可塑性（STDP）は、海馬 CA3 領野を含め、脳のいろいろな部位で明らかにされている^{18), 19)}。この可塑性を持つシナプスは、シナプス前細胞がシナプス後細胞より少し早く発火すると強められ、発火の順序が逆にな

図 6 海馬 CA3 神経回路網モデルの自発時空活動と電場電流振動。(a), (b), (c) および (d) はそれぞれてんかん、 δ リズム、 θ リズムおよび β リズム。(a) から (d) の順に、興奮性結合は弱くなっている。抑制性結合強度は一定。(i) はラスタ図。縦軸はニューロンに付けた番号（錐体細胞: 1 ~ 256, 抑制性介在ニューロン: 257 ~ 281）。横軸は時間。(ii) 電場電流振動。文献 17 から引用。

図 7 δ リズムの周期的シナプス入力に対するカオス応答から求めた一次元写像。海馬 CA3 神経回路網モデル。文献 17 から引用。

ると弱められる。2000 年頃は、このようなシナプス可塑性の神経活動への影響や機能的意味に大きな興味が持たれていた。そのような中で、我々は、STDP が神経回路網モデルの自発時空活動や刺激に対する応答に与える影響に興味を持っていた。

興奮性結合のシナプス可塑性が STDP であれば、自発的に起こる時空活動で結合強度は変化するが、それが自発時空活動やリズム活動自体に大きな影響を与えることはなかった。しかし、神経回路網の一部を刺激すると、刺激で起こしたニューロン発火が周囲のニューロンを発火させるので、刺激部位から放射方向の興奮性結合が少し強められ、逆方向には少し弱められる。この局所刺激を繰り返すと、刺激部位から放射方向に強められた興奮性結合の範囲が広がり、刺激部

図 8

局所刺激によって生じたバースト発火の放射状伝搬。海馬 CA3 神経回路網モデル。コマ間隔は 40 ms で、左から右へ時間が進む。興奮性結合は STDP ルールに従って変化。自発リズムは θ リズム。四角で囲まれた 4 個の錐体細胞に同期してバースト刺激を加えた。刺激を止めてもバースト発火の放射状伝搬はしばらく繰り返される。文献 20 から引用。

位の発火が遠くまで及ぶようになる。その結果、刺激部位から波紋が広がるように、放射方向にバースト発火が繰り返し伝搬するようになった (図 8)²⁰⁾。刺激を止めても、作られた興奮性結合強度のパターンがすぐ消えるわけではなく、錐体細胞も自発的にバースト発火を繰り返す。したがって、刺激が無くなった後も放射状伝搬はしばらく続き、次第に消えていった。

注意すべきことは、自発時空活動とは明確に区別されたバースト発火の伝播が刺激によって作られることである。STDP とバースト発火の伝播は時系列情報のような時間が関与した記憶の形成に有用ではないかと考えられている²¹⁾。

7. 神経回路網モデルにおける一方向伝搬

トラックを走るラットの海馬 CA1 領野で観測された θ リズムは中隔側から側頭側へ一方向に伝搬しており¹³⁾、その原因の一つとして、CA3 領野で起こる θ 進行波の CA1 領野への投射が考えられている。神経回路網モデルでこのような一方向伝搬が起こるには、結合の異方的な広がりが必要になる。

この章で用いる興奮性ニューロンと抑制性ニューロンは、それぞれ Izhikevich のバースティングニューロンとスパイクニューロンである²²⁾。したがって、興奮性ニューロンは自発的にバースト発火せず、これらのニューロンで構成した神経回路網モデルも自発的にリズムを起こさない。バースト発火の伝搬が一方向に制限される機構に焦点を当てるため、自発活動の無いモデルを用いたのである [詳しくは文献 23 を参照]。

二次元の回路構造としては、興奮性結合の広がりを縦方向に大きくしてある。また、抑制性結合の広がりには、縦方向では興奮性結合の広がりと同じにし、横方向では興奮性結合の広がりより大きくしてある。

横方向では抑制性結合が興奮性結合より広がっているため、抑制が強く働くと考えられるが、興奮性結合の強さが STDP によって変化すると、実は局所刺激で生じたバースト発火は横方向に伝搬するようになる (図 9a)²³⁾。この伝搬方向は回路構造からは理解し難

いものである。

ここで注意すべきことは、興奮性ニューロン間の結合が異方的に強化された領域 (矢印の領域) が最後の刺激で生じたバースト伝搬の跡 (グレーの領域) より広いことである (図 9b)。STDP によって結合強度が変化するにはニューロンの発火が必要であるので、矢印の領域の端までバースト発火が到達していたはずである。しかし、局所刺激をしばらく加えた後のバースト伝搬の跡は縦方向で矢印の領域より狭くなっている。興奮性結合が STDP で次第に変化した結果、縦方向で抑制が強く働くようになり、バースト伝搬の領域が狭くなったと考えられる。なぜだろうか。

神経回路網の中央を局所刺激すると、興奮性ニューロンから抑制性ニューロンへの興奮性結合の強化に伴って、抑制のタイミングが早くなる。その結果、興奮性結合と抑制性結合の広がりが同じ縦方向では、抑制のタイミングがバースト発火の伝搬に追いつくようになる。一方、興奮性結合より抑制性結合の広がりが大きい横方向では、抑制のタイミングがバースト発火の伝搬より早くなった結果、抑制がある程度消えたあとにバースト発火が通過するようになる。これが回路構造だけでは理解しにくい横方向へのバースト伝搬の機構である (詳細は文献 23 を参照)。

実際、海馬の抑制性ニューロンの中には、軸索が海馬の長軸方向に長く伸びているものがある²⁴⁾⁻²⁶⁾。それにも関わらず、海馬 CA1 領野では θ リズムは海馬の長軸に沿って一方向に伝搬する^{13), 14)}。本神経回路網モデルは、これとよく似たバースト発火の一方向伝搬 (興奮性結合より抑制性結合が長い横方向への伝搬) を再現している。

図 9

神経回路網モデルの一方向バースト伝搬。神経回路網の中心を刺激。興奮性結合強度は STDP で変化。抑制性結合強度は一定。(a) 横方向へのバースト発火の伝搬。黒色の点はニューロンの発火を表す。コマ間隔は 20 ms で、左から右へ時間が進む。(b) 矢印は興奮性ニューロン間の結合が強化された方向を表す。グレーの領域は最後の刺激で起きたバースト伝搬の跡。文献 23 から引用。

8.

おわりに

イソアワモチのペースメーカーニューロンを用い、ニューロンが周期刺激に対して引き込みやカオス応答を起こしたり、自発的に周期発火やカオス発火を起こすことを示した。ここで強調すべきことは、ニューロンの複雑で予測不可能な活動であっても、非常に簡単な非線形力学則に従う決定論的な現象であることである。また、海馬 CA3 領野や新皮質第一次体性感覚野では、電場電位が周期刺激に対して引き込みやカオス応答を起こす。これはニューロン集団の同期の程度や同期したニューロンの数が周期的あるいはカオス的に変動したもので、やはり非常に簡単な非線形力学則に従っている。さらに、神経科学的知見に基づいた決定論的な非線形力学方程式で記述したニューロンモデルを用いて海馬 CA3 神経回路網モデルを構成すると、実験で観測される自発リズムや周期刺激に対する引き込みとカオス応答を再現できる。また、自発リズム活動を起こしているとき、錐体細胞のバースト発火は神経回路網全体で同期しているわけではなく、神経回路網を複雑に伝搬している。

局所刺激によってバースト発火の放射状伝搬が新たに作られるためには、興奮性結合の強さが STDP によって変化することが必要である。実験で明らかにされているような一方向に限られた伝搬を起こすには、さらに興奮性結合や抑制性結合の異方的な広がりも必要である。

海馬には場所細胞が存在し、場所の時系列に対応した発火が θ リズムの位相に圧縮コードされる¹²⁾。 θ リズムが神経回路網全体で同期しているという従来の描像では、 θ 位相コーディングの機構を理解するモデルとしては神経回路網の空間的広がりを考慮する必要は必ずしもなかった。しかし、 θ リズムが進行波であり、背側海馬の長さが θ リズムの一周期に相当するという新しい描像では、進行する θ リズムの位相に時系列情報が如何に圧縮コードされるのかを明らかにしなければならない。これは今後の問題として興味深く、この問題の解決は海馬における場所の時系列学習に関する研究の新たなページを開くことになるだろう。海馬のリズム活動とその一方向伝搬を再現できる神経回路網モデルは、この問題解決のための一つの有力な手段になると考えられる。

文 献

- Hayashi, H. *et al.* (1982) Phys. Lett. A. **88**, 435-438. DOI: 10.1016/0375-9601(82)90674-0.
- Hayashi, H. *et al.* (1983) Phys. Lett. A. **98**, 474-476. DOI: 10.1016/0375-9601(83)90267-0.
- Hayashi, H. *et al.* (1985) J. Phys. Soc. Japan **54**, 2337-2346. DOI: 10.1143/JPSJ.54.2337.
- Hayashi, H. *et al.* (1986) J. Phys. Soc. Japan **55**, 3272-3278. DOI: 10.1143/JPSJ.55.3272.
- Hayashi, H., Ishizuka, S. (1992) J. Theor. Biol. **156**, 269-291. DOI: 10.1016/s0022-5193(05)80676-9.
- Matsumoto, G. *et al.* (1984) J. Theor. Neurobiol. **3**, 1-14.
- Kaas-Petersen, C. (1987) NATO ASI series A: Life Science **138**, 183-190.
- Chay, T. R. (1985) Physica D **16**, 233-242. DOI: 10.1016/0167-2789(85)90060-0.
- Canavier, C. *et al.* (1990) Biophys. J. **57**, 1245-1251. DOI: 10.1016/s0006-3495(90)82643-6.
- Hayashi, H., Ishizuka, S. (1995) Brain Res. **686**, 194-206. DOI: 10.1016/0006-8993(95)00485-9.
- Ishizuka, S., Hayashi, H. (1996) Brain Res. **723**, 46-60. DOI: 10.1016/0006-8993(96)00214-4.
- O'Keefe, J. *et al.* (1993) Hippocampus **3**, 317-330. DOI: 10.1002/hipo.450030307.
- Lubenov, E. V., Siapas, A. G. (2009) Nature **459**, 534-539. DOI: 10.1038/nature08010.
- Patel, J. *et al.* (2012) Neuron **75**, 410-417. DOI: 10.1016/j.neuron.2012.07.015.
- 林 初男 (2001) 脳とカオス, 裳華房, 東京.
- Miles, R. *et al.* (1988) J. Neurophysiol. **60**, 1481-1496.
- Tateno, K. *et al.* (1998) Neural Networks **11**, 985-1003. DOI: 10.1016/s0893-6080(98)00086-0.
- Debanne, D. *et al.* (1998) J. Physiol. **507**, 237-247. DOI: 10.1111/j.1469-7793.1998.237bu.x.
- Bi, G., Poo, M. (1998) J. Neurosci. **18**, 10464-10472.
- Yoshida, M., Hayashi, H. (2004) Phys. Rev. E **69**, 011910.
- Yoshida, M., Hayashi, H. (2007) Neural Networks **20**, 653-667. DOI: 10.1016/j.neunet.2007.05.003.
- Izhikevich, E. M. (2003) IEEE Trans. Neural Networks **14**, 1569-1572. DOI: 10.1109/tnn.2003.820440.
- Samura, T., Hayashi, H. (2012) Neural Networks **33**, 236-246. DOI: 10.1016/j.neunet.2012.05.010.
- Li, X. G. *et al.* (1992) Exp. Brain Res. **90**, 519-525. DOI: 10.1007/s00221-009-2154-1.
- Li, X. G. *et al.* (1994) J. Comp. Neurol. **339**, 181-208. DOI: 10.1002/cne.903390204.
- Sik, A. *et al.* (1995) J. Neurosci. **15**, 6651-6665.

林 初男 (はやし はつお)

九州工業大学名誉教授
九州大学工学博士, 九州大学助手, 九州工業大学
情報工学部助教授, 同教授, 同大学大学院生命体
工学研究科教授などを経て, 2012年3月定年退職.
研究内容: 脳の非線形現象と時系列学習
連絡先: 〒 804-8550 福岡県北九州市戸畑区仙水
町 1-1

E-mail: hayashi@brain.kyutech.ac.jp