

平成 22 年 6 月 2 日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007～2009

課題番号：19500126

研究課題名（和文）脳の時系列学習における対称および非対称 STDP 学習ルールの役割

研究課題名（英文）Functional role of symmetric and asymmetric STDP rules in sequence learning in the brain

研究代表者

林 初男（HAYASHI HATSUO）

九州工業大学・大学院生命体工学研究科・教授

研究者番号：00108664

研究成果の概要（和文）：嗅内皮質と海馬における時系列学習機構とそれに対する対称と非対称 STDP 学習ルールの役割を明らかにすることを目的とした。研究の結果、背景雑音の悪影響を受けず、時系列を表す嗅内皮質 - 海馬ループ回路の連鎖を学習で獲得するには、対称 STDP 学習ルールが適していることを明らかにした。それに対し、海馬歯状回で匂いなどの付加価値を伴う空間情報を選択するためのシナプス競合や海馬 CA3 神経回路網に秩序あるニューロン活動の一方伝搬を起こすには、非対称 STDP 学習ルールが適していることを明らかにした。これらの結果は、各部位の神経回路構造とそれに適切に対応した STDP 学習ルールを考えて、嗅内皮質と海馬全体の時系列学習機構を明らかにしていくことの重要性を示している。

研究成果の概要（英文）： We investigated roles of symmetric and asymmetric STDP learning rules in sequence learning in the entorhinal cortex and the hippocampus. It was elucidated that the symmetric STDP learning rule was suitable for establishing a sequence of loop connections, which represented a sequence of places, amid background noise. In contrast, the asymmetric STDP learning rule was suitable for synaptic competition to select spatial information accompanied by valuable non-spatial information such as odor and to cause directional propagation of neuronal activity in the hippocampal CA3 network. These results suggest that it is important to consider what STDP learning rules are suitable for local network structures in order to unveil mechanisms of the sequence learning in the whole system consisting of the hippocampus and the entorhinal cortex.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	2,200,000	660,000	2,860,000
2008年度	600,000	180,000	780,000
2009年度	600,000	180,000	780,000
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：脳情報工学

科研費の分科・細目：情報学・知能情報学

キーワード：嗅内皮質、神経回路網モデル、時系列学習、海馬歯状回、顆粒細胞モデル、シナプス競合、STDP 学習ルール

## 1. 研究開始当初の背景

海馬で発見された場所細胞の発火はリズムの位相にコードされ、位相歳差を示す。それに基づいた海馬の空間認知や場所の時系列学習の神経機構を明らかにするためのモデル研究がこれまでに数多くなされてきた。研究開始当初では、嗅内皮質で発見されたグリッド細胞も位相歳差を起こすことが実験結果として報告され始め、嗅内皮質の時系列学習への関連性も重視され始めていた。

一方、海馬は脳の記憶機能を担った重要な部位であり、シナプス可塑性に関する研究が数多くなされてきた。長年ヘブの学習ルールが自己連想記憶モデルの基礎になっていたが、シナプス前細胞の発火が後細胞の発火より早ければ長期増強 (LTP) を、遅ければ長期抑圧 (LTD) を起こすスパイクタイミングに依存したシナプス可塑性 (非対称 STDP 学習ルール、図 1(a)) が 1990 年代の後半に実験で明らかにされ、STDP 学習ルールの観点からも海馬の時系列学習機構に関する研究が盛んになった。さらに 2000 年ごろに、CA1 錐体細胞の細胞体近位の樹状突起に存在するシャプラー側枝シナプスは対称 STDP 学習ルール (図 1(b)) に従うことが明らかにされ、STDP 学習ルールの多様性が認識されるようになった。

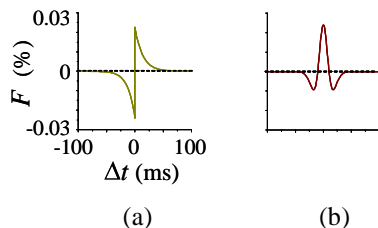


図 1 (a) 非対称 STDP 学習ルール、  
(b) 対称 STDP 学習ルール。

シナプスはニューロンの樹状突起のどこにでも勝手に作られるものではない。CA3 領野の遠位のニューロンは側頭側にある CA1 錐体細胞の細胞体近位の樹状突起に対称 STDP 学習ルールに従うシナプスを作る傾向があり、CA3 領野の近位のニューロンは中隔側にある CA1 錐体細胞の細胞体遠位の樹状突起に非対称 STDP 学習ルールに従うシナプスを作る傾向がある。また、歯状回では、内側貫通路 (MPP) が歯状回顆粒細胞の細胞体に近い樹状突起 (分子層の中央 1/3) にシナプスを作って空間情報を伝え、外側貫通路 (LPP) は遠位の樹状突起 (分子層の外側 1/3) にシナプスを作って、匂いなどの非空間情報を伝えている。しかし、神経回路の構造にシナプスの STDP 学習ルールの型が依存していることの意味については当時まったく分かっておらず、歯状回で異なる感覚モダリティが統合される機構も未解決の問題であった。

## 2. 研究の目的

本研究計画では、嗅内皮質と海馬から成る系の時系列学習機構とそれに対するシナプスの対称と非対称 STDP 学習ルールの役割を明らかにすることを目的とした。具体的には次の 3 つの問題に焦点を当てた。

- (1) 嗅内皮質 - 海馬ループ回路を持つ嗅内皮質層における時系列学習の機構と STDP 学習ルールの関わり
- (2) 嗅内皮質から歯状回に空間情報を伝える MPP シナプスと非空間情報を伝える LPP シナプスの競合と STDP 学習ルールの関わり
- (3) 海馬 CA3-CA1 における時系列学習と STDP 学習ルールの関わり

## 3. 研究の方法

- (1) 嗅内皮質 - 海馬ループ回路を持つ嗅内皮質層の神経回路モデル

30 個の星状細胞と 1 個の抑制性介在ニューロンで嗅内皮質層の神経回路を構成した。星状細胞と抑制性介在ニューロンはそれぞれ 7 個と 6 個のコンパートメントから成るコンダクタンススペースモデルである。解剖学的知見に従って、嗅内皮質層内では星状細胞間に興奮性のリカレント結合は無いが、嗅内皮質 - 海馬ループ回路を模擬した遅延回路で星状細胞は互いに結合されている。これらの遅延回路の遅延時間は実験結果に合わせて 20 ms としてあり、通常のリカレント結合の遅延時間に比べると一桁大きい。また、すべての星状細胞は抑制性介在ニューロンに結合されており、介在ニューロンはすべての星状細胞を抑制している。嗅内皮質 - 海馬ループ回路が星状細胞に作るシナプスは対称または非対称 STDP 学習ルールに従うとした。モデルの詳細については、雑誌論文、を参照。

- (2) 歯状回顆粒細胞モデル

3 個の樹状突起コンパートメントと 1 個の細胞体コンパートメントから成る顆粒細胞のコンダクタンススペースモデルを構築し、外側貫通路 (LPP) シナプスと内側貫通路 (MPP) シナプスをそれぞれ遠位樹状突起コンパートメントと中位樹状突起コンパートメントに付けた。これらの貫通路シナプスは非対称 STDP 学習ルールに従うとした。

歯状回には抑制性介在ニューロンが存在するので、本研究では、MOPP 細胞による GABA<sub>B</sub> フィードフォワード抑制とバスケット細胞による GABA<sub>A</sub> フィードフォワード及びフィードバック抑制回路を採用した。モデルの詳細については、雑誌論文、学会発表抄録及び図書を参照。

- (3) CA3 リカレントネットワークモデル

CA3 神経回路網におけるニューロン活動

の伝搬を調べるために、10,000 個の興奮性ニューロンと 1,250 個の抑制性ニューロンを用いてリカレントネットワークモデルを構成した。いずれのニューロンも Izhikevich のスパイクニューロンモデルを用い、興奮性ニューロンはバースト発火を起こし、抑制性ニューロンはシングルスパイクを発生するようにパラメータを設定した。モデルの詳細については、学会発表抄録、を参照。

#### 4. 研究成果

##### (1) 嗅内皮質 - 海馬ループ回路を持つ嗅内皮質 層における時系列学習の機構と STDP 学習ルールの関わり

感覚の強さは一般にインパルス列の周波数で表現されるので、本モデルでは、嗅内皮質 層の星状細胞（場所細胞）が動物に近い場所から受ける感覚信号の周波数は高く、遠い場所から受ける感覚信号の周波数は低いとした。実際、場所受容野の中心に近づくとも場所細胞の発火周波数は上昇し、中心で最も高くなるのが実験で分かっている。

星状細胞に入力される感覚信号の周波数が高くなるほど EPSP の加重が大きくなるので、星状細胞が起こす 周波数の膜電位振動に対する発火の位相は前に進む。また、ループ回路の遅延時間は 20 ms である。したがって、対称 STDP 学習ルールを用いると、周波数の異なる感覚信号を受けて、発火が 20 ms 程度ずれた顆粒細胞間のループ結合が選択的に強化されることになる。実際、嗅内皮質 層神経回路モデルでシミュレーションを行うと、最初に発火した星状細胞からループ回路を経て 20 ms 後に他の細胞にスパイクが入力されるので、それとほぼ同じタイミングで発火する星状細胞に付いているループ回路シナプスが対称 STDP 学習ルールの LTP ウィンドウで選択的に強化された。

動物が場所 A、B、C、...、H を順に通ることを考え、感覚信号として 40、30、20、10 Hz の周期パルス列をそれぞれ星状細胞 A、B、C、D に 40 秒間加え、次に星状細胞 B、C、D、E に 40 秒間加えた。その後も同様に 40 秒間隔で、4 つの周期パルス列を 4 個の星状細胞 C ~ F、D ~ G、E ~ H に次々に加えた。その結果、ループ結合 A ~ B、B ~ C、C ~ D、...、G ~ H が選択的に強化され、時系列 A ~ B ~ C ... H を表すループ結合の連鎖が学習できた。学習後、星状細胞 A を発火させると、強化されたループ結合の連鎖によって、星状細胞 B、C、D が 30 ms 程度の間隔で次々に発火し、時系列学習ができていることがわかる(図 2)。また、動物がこの経路を移動することを考えると、位相歳差を再現できる。詳細については、発表論文 を参照。

星状細胞の低周波（約 0.7 Hz）の自発的なランダム発火は、介在ニューロンを経由した

リカレント抑制によって、星状細胞の 周波数の膜電位振動を空間的に同期させて リズムを作るのに重要である。しかし、上記の嗅内皮質 層の神経回路モデルで、非対称 STDP 学習ルールを用いると、星状細胞が自発的に起こすランダム発火の影響を受けて不要なループ結合が強化され、時系列学習の結果が著しく不明瞭になる。

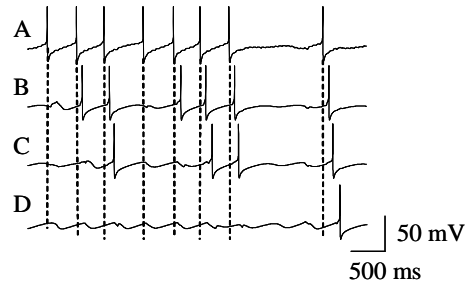


図 2 星状細胞の逐次発火。星状細胞 A だけを 40 Hz 周期パルス列で刺激。細胞 B、C、D が約 30 ms 間隔で次々に発火している。

40 Hz 程度 of 感覚信号が一部の星状細胞に加わると、それらの星状細胞の発火は リズムの山の前方に集まる。それに対し、星状細胞の自発ランダム発火は、周波数が低いので リズムの周期で生じるわけではないが、リズムに歩調取りされ、リズムの山の後方に集まる。したがって、感覚信号を受けて発火している星状細胞と自発発火だけを起こしている星状細胞との間のスパイクタイミングは、ループ回路による遅延があっても、+20 ms 付近に分布する。このスパイクタイミング領域には、対称 STDP 学習ルールでは LTD ウィンドウが存在するので、これらの星状細胞間のループ結合は強化されない。しかし、非対称 STDP 学習ルールでは LTP ウィンドウの裾が広がっているため、これらの不要なループ結合が強化される。詳細は雑誌論文、学会発表抄録、図書 を参照。

これまで、海馬 CA3 のような非対称 STDP 学習ルールに従うリカレントネットワークで時系列学習が行われていると考えられてきた。しかし、嗅内皮質 - 海馬ループ回路に着目した本嗅内皮質 層の神経回路モデルは解剖学的にも生理学的にも妥当なモデルであり、このモデルの時系列学習の機構には、非対称 STDP 学習ルールではなく、対称 STDP 学習ルールの方が適している。この結果は、時系列学習に関する研究において、新たな方向性を与えている。

##### (2) 嗅内皮質から歯状回に空間情報を伝える MPP シナプスと非空間情報を伝える LPP シナプスの競合と STDP 学習ルールの関わり

内側嗅内皮質 層の星状細胞は同期した周波数の膜電位振動を起こし、その発火は膜電位振動で歩調取りされている。したがって、内側貫通路 (MPP) を通って歯状回に達する信号は、周波数の周期スパイク列であると考えられる。一方、外側嗅内皮質 層のファン細胞は、膜電位振動を起こすが弱く、明確な周期性を示さない。したがって、外側貫通路 (LPP) を通って歯状回に達する信号は不規則であると考えられる。

本歯状回顆粒細胞モデルでは、MPP シナプスを周期パルス列 (8 Hz) で刺激し、LPP シナプスをランダムパルス列 (平均周波数 5~100 Hz) で刺激した。また、両シナプスとも非対称 STDP 学習ルールに従うとした。

シナプスコンダクタンスの初期値が両シナプスで同じ場合、LPP と MPP を刺激すると、最初のステージ P1 で両シナプスともゆっくりと強化された (シナプス協調)。次のステージ P2 で、MPP シナプスは急激に強化され、LPP シナプスは弱められる傾向になった (シナプス競合) (図 3)。

ステージ P1 では、LPP パルス刺激あるいは MPP パルス刺激だけでは顆粒細胞はほとんど発火せず、両パルスの偶然の一致による加重された EPSP によって発火するため、スパイクタイミングはいずれのシナプスでも正である。したがって、両シナプスコンダクタンスは少しずつ強化される。ただし、MPP シナプスが LPP シナプスに比べて細胞体に近いので、MPP シナプスのスパイクタイミングが LPP シナプスのスパイクタイミングよりわずかに短く、ステージ P1 の最後では、強化された MPP シナプスの EPSP の振幅が LPP シナプスの EPSP の振幅より早く顆粒細胞の発火の閾値に達する。

MPP 刺激だけで顆粒細胞が発火するようになると、MPP シナプスのスパイクタイミングは常に正であるので、ステージ P2 で MPP シナプスコンダクタンスは急激に増大する。それに対し、LPP 刺激だけでは顆粒細胞は発火しないので、LPP シナプスに生じた EPSP は MPP 刺激で生じた顆粒細胞の発火とは相関がなくなり、スパイクタイミングは負から正に広く分布する。その結果、非対称 STDP 学習ルールに従って LPP シナプスの強化と減弱が相殺し、LPP シナプスコンダクタンスは減少傾向になる。詳細は雑誌論文 と図書を参照。

最終的に LPP シナプスと MPP シナプスのどちらが強化されるかは、シナプスコンダクタンスの初期値に依存する。MPP シナプスコンダクタンスの初期値が LPP シナプスコンダクタンスの初期値より大きければ、MPP シナプスが強化され、LPP シナプスは強化されない。しかし、LPP シナプスコンダクタンスの初期値が MPP シナプスコンダクタンスの

初期値より十分大きければ、LPP シナプスが強化され、MPP シナプスは強化されなくなる。これは、たとえステージ P1 で LPP シナプスの EPSP の増大が MPP シナプスの EPSP の増大よりゆっくりであっても、LPP シナプスコンダクタンスの初期値が十分大きければ、LPP シナプスの EPSP の振幅が顆粒細胞の発火のしきい値に早く達するからである。詳細は学会発表 を参照。

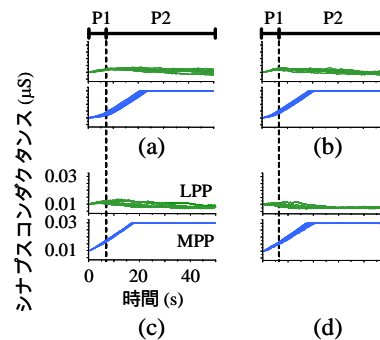


図 3 シナプス間の協調と競合。MPP を周期パルス列 (8 Hz) で刺激し、LPP をランダムパルス列で刺激した。LPP 刺激の平均周波数は、(a) 6、(b) 10、(c) 20 及び (d) 40 Hz。

歯状回上刃では LPP 線維の層が厚く、下刃では MPP 線維の層が厚い。それぞれの貫通路で多くの線維を使って情報が伝えられているとすれば、空間的に加重した EPSP は上刃では LPP シナプスで大きく、下刃では MPP シナプスで大きいと考えられる。これを踏まえると、シナプスコンダクタンスの初期値依存性は、次のような機能的意味を持つと考えられる。

LPP と MPP シナプスコンダクタンスが初期状態にあるときは、一方への入力だけでは顆粒細胞は発火せず、海馬 CA3 に情報が伝わることはほとんど無い。しかし、両貫通路から同時に入力が増えると、シナプス間の協調と競合が起きて、上刃では LPP シナプスが強化され、下刃では MPP シナプスが強化されると考えられる。これは、上刃では LPP から伝えられた非空間情報に対するゲートが開き、下刃では MPP から伝えられた空間情報に対するゲートが開くと解釈される。これらのゲートが開くと、空間情報と非空間情報のペアは効率的に海馬 CA3 に送られ、CA3 と CA1 でそれらの情報の時系列の記憶や統合が行われると考えられる。すなわち、歯状回は、匂などの非空間情報を付加価値として持つ空間情報を選択し、それぞれの情報を通すゲートを開く機能を持っていると考えられる。

歯状回には多くの抑制性介在ニューロンが存在するので、抑制性ニューロンのシナプ



ス競合に対する役割も明らかにした。フィードフォワード GABA<sub>B</sub> 抑制は、周波数以上の高周波入力に対する顆粒細胞の高頻度発火を抑え、シナプス競合によって過度に LTD が生じるのを防ぐことが分かった。また、フィードフォワードとフィードバックの GABA<sub>A</sub> 抑制は、非常に小さいスパイクタイミングで生じるシナプスコンダクタンスの大きなゆらぎを抑え、シナプス競合の結果が不安定にならないようにする効果を持つことが分かった。

MPP シナプスの学習ルールとして図 1(b) のような対称 STDP 学習ルールを用いると、中央の LTP ウィンドウは狭く、MPP シナプスを強化するという点では不利である。また、GABA<sub>A</sub> 抑制がはたらくと小さなスパイクタイミングが生じにくくなるので、対称 STDP 学習ルールによるシナプス結合の強化はますます起き難くなる。

歯状回はシナプス競合を起こす唯一の場ではない。たとえば、海馬 CA3 からのシャプアー側枝と嗅内皮質 層からの貫通路は、それぞれ CA1 錐体細胞の近位と遠位樹状突起にシナプスを作る。また、歯状回からの苔状線維と嗅内皮質 層からの貫通路は、それぞれ CA3 錐体細胞の近位と遠位樹状突起にシナプスを作る。これらのシナプス間の強調あるいは競合とその機能的役割は今後明らかにすべき興味深い問題である。

### (3) 海馬 CA3-CA1 における時系列学習と STDP 学習ルールの関わり

CA3 から CA1 への投射線維シナプスの STDP 学習ルールの時系列学習への関わりについては、CA3 神経回路網で放射状に伝搬するニューロン活動の CA1 への投射を踏まえて明らかにすることが大事だと考えていた(雑誌論文)。CA3 で刺激が加わった部位からニューロン活動の伝搬が生じるには、ニューロン間の結合が局所結合で、かつ結合強度が非対称 STDP 学習ルールに従って変化することが必要である。これは、非対称 STDP 学習ルールによって、発火したニューロンから放射方向にシナプス結合が強化され、逆方向には弱められるからである。

しかし、2009 年 5 月に、海馬のリズムが中隔側から側頭側へ一方向に伝搬していることが報告されたので [Lubenov and Siapas, Nature 459 (2009) 534-539]、我々の放射状伝搬を起こす CA3 神経回路網モデルを一方向の伝搬を起こすように修正する必要がでてきた。そこで、まず、興奮性ニューロン間のリカレント結合を神経回路網の縦方向に長くし、かつそれらの結合強度を非対称 STDP 学習ルールに従って変化させた。その結果、過渡状態としては縦方向にニューロン活動が伝搬するようになったが、横方向の結合も

次第に強化され、最終的にはニューロン活動が放射状に伝搬するようになった。すなわち、興奮性ニューロン間のリカレント結合の異方的な広がりは一方向伝搬を起こす原因にはならない。次に、抑制性ニューロンの軸索の広がりを縦方向に伸ばし、かつ興奮性ニューロンから抑制性ニューロンへの結合が非対称 STDP 学習ルールに従って変化するようにした。その結果、安定した縦方向のニューロン活動の伝搬が生じ、抑制の縦方向の広がりが縦方向の伝搬を起こすのに重要であることが分かった。詳細は学会発表、を参照。

上記のように CA3 神経回路網モデルの修正が必要になったため、海馬 CA3-CA1 における時系列学習に関する研究に遅れが生じた。しかし、CA1 錐体細胞の 15 個のコンパートメントから成るコンダクタンスベースモデルの構築も終わっており、CA3 から CA1 への投射シナプスの STDP 学習ルールの関わりについては近々明らかにできると考えている。

### (4) まとめ

以上 3 つの研究成果をまとめると、時系列を表す嗅内皮質 - 海馬ループ回路の連鎖を学習で獲得するには、ループ回路から入力されるスパイクと感覚信号との一致性を検出する必要があり、対称 STDP 学習ルールが適している。また、背景雑音の中で時系列学習ができるという点でも対称 STDP 学習ルールが適している。それに対し、匂いなどの付加価値を伴う空間情報を選択するためのシナプス間競合や神経回路網に秩序あるニューロン活動の伝搬を起こすには、非対称 STDP 学習ルールが適している。これらの結果は、海馬の各部位の神経回路構造とそれに適切に対応した STDP 学習ルールが使われている点に着目して、海馬全体としての時系列学習機能を解明していくことの重要性を示している。

### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 4 件)

Yukihiro Nonaka and Hatsuo Hayashi, Competition between synapses located in proximal and distal dendrites of the dentate granule cell through STDP. Lecture Notes in Computer Science, 査読有, Vol.5506, 2009, pp.161-168

Hatsuo Hayashi and Jun Igarashi, LTD windows of the STDP learning rule and synaptic connections having a large transmission delay enable robust sequence

learning amid background noise. Cognitive Neurodynamics, 査読有, Vol.3, 2009, pp.119-130

Motoharu Yoshida and Hatsuo Hayashi, Emergence of sequence sensitivity in a hippocampal CA3-CA1 model. Neural Networks, 査読有, Vol.20, 2007, pp.653-667

Jun Igarashi, Hatsuo Hayashi, and Katsumi Tateno, Theta phase coding in a network model of the entorhinal cortex layer II with entorhinal-hippocampal loop connections. Cognitive Neurodynamics, 査読有, Vol.1, 2007, pp.169-184

〔学会発表〕(計12件)

Toshikazu Samura and Hatsuo Hayashi, Directional spike propagation by anisotropic inhibitory connections modulated through STDP in a recurrent network, International Symposium on Nonlinear Theory and its Applications, (Proceedings, 査読有, accepted), 2010年9月発表予定, Krakow

佐村俊和、林初男、リカレントネットワークにおける抑制領域の違法性による興奮伝導の制御、システム制御情報学会、2010年5月20日、京都

林初男、嗅内皮質と海馬：その回路構造と機能、BrainIS ワークショップ、2010年2月4日、北九州

佐村俊和、林初男、リカレントネットワークにおける STDP と抑制による興奮伝導路の形成、電子情報通信学会非線形問題研究会(信学技報、pp.133-138) 2009年11月13日、屋久島

林初男、野中廉裕、スパイクタイミングに依存した可塑性をもつ歯状回顆粒細胞の遠位シナプスと中位シナプスのゲート機構、電子情報通信学会非線形問題研究会(信学技報、pp.121-126) 2009年11月13日、屋久島

Yukihiro Nonaka and Hatsuo Hayashi, Competition between synapses located in proximal and distal dendrites of the dentate granule cell through STDP, International Conference on Neural Information Processing (Abstract, 査読有), 2008年11月25日、Auckland

野中廉裕、林初男、STDP 学習ルールに従う近位樹状突起シナプスと遠位樹状突起シナプスの競合、日本神経回路学会(講演論文集、査読有、pp.160-161) 2008年9月25日、つくば

Hatsuo Hayashi, Sequence learning: a network model of the entorhinal cortex layer II with hippocampal-entorhinal loop circuit. Postech-Kyutech Joint Workshop on Neuroinformatics, 2008年8月26日、北九

州

野中廉裕、林初男、相関の無い2入力で生じるスパイクタイミングに依存したシナプスの可塑的变化、電子情報通信学会総合大会(講演論文集、pp.S37-S38) 2008年3月20日、北九州

Jun Igarashi and Hatsuo Hayashi, Theta phase coding and suppression of irregular plastic change through STDP in the entorhino-hippocampal system amid background noise, International Conference on Cognitive Neurodynamics, (Abstract, 査読有), 2007年11月19日、Shanghai

Yukihiro Nonaka and Hatsuo Hayashi, Spike-timing-dependent LTP/LTD caused by uncorrelated signals through medial and lateral perforant pathways in the dentate granule cell, International Conference on Brain-Inspired Information Technology, (Abstract, 査読有), 2007年11月15日、北九州

Jun Igarashi and Hatsuo Hayashi, Significance of LTD window in the range of positive spike-timing of STDP rule for theta phase coding in a network having background noise, International Symposium on Nonlinear Theory and its Applications, (Proceedings, 査読有, pp.425-428), 2007年9月17日、Vancouver

〔図書〕(計2件)

Jun Igarashi and Hatsuo Hayashi, Theta phase coding and suppression of irregular plastic change through STDP in the entorhino-hippocampal system amid background noise. in "Advances in Cognitive Neurodynamics," (eds) Wang R, Gu F, and Shen E, 査読有, Springer, 2008, pp.47-51

Yukihiro Nonaka and Hatsuo Hayashi, Spike-timing-dependent LTP/LTD caused by uncorrelated signals through medial and lateral perforant pathways in the dentate granule cell. in "Brain-Inspired Information Technology," (eds) Hanazawa A, Miki T, and Horio K, 査読有, Springer, 2010, pp.115-118, (Studies in Computational Intelligence, Vol.266)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

林 初男 (Hayashi Hatsuo)

九州工業大学・大学院生命体工学研究科・教授

研究者番号：00108664