

ミニ特集 脳における情報処理：時間構造の中に情報を埋め込む

神経細胞の膜電位がもつ双安定性と状態遷移： その仕組みと情報処理における役割

内田 豪 理化学研究所脳科学総合研究センター

Many studies reported that membrane potential of a neuron fluctuates between two stable states (depolarized 'up' state and hyperpolarized 'down' state). A neuron fires at the up state but rarely fires at the down state. Thus, the two states fluctuation is likely to influence information processing in the brain, because spike activity of a neuron conveys information in the brain. In this review, I will discuss possible functional roles and underlying mechanisms of the two states fluctuation.

brain / information processing / membrane potential / two states fluctuation / non-linear dynamics / network dynamics

1. はじめに

脳は多数の神経細胞からなる複雑なネットワークでできており、1つの神経細胞からの信号は軸索とよばれる長い神経線維を通して次の細胞へと伝えられる。この信号の実体は細胞の膜電位の変動であるが、長い軸索を減衰することなく伝わる変動は、パルス状の膜電位変化である活動電位だけである。したがって、脳における情報処理を理解するためには活動電位の時系列（発火系列）の性質を調べることが不可欠である。一般に神経細胞は規則的に活動電位を発生する（発火する）のではなく、発火のタイミングはゆらいでいることが多い。このことから、発火系列の性質を記述するためには確率過程論が有効である。実際の細胞の発火系列は、完全にランダムでポワソン過程を用いてよく近似できるものから、より不規則性の少ないものまでさまざまである。多くの場合、情報は発火系列の平均発火頻度の時間的な変化によって運ばれていると考えられているが、それに加えて発火のタイミングも情報伝達において重要であるという説もある。

さて、神経細胞の発火は、分極している膜電位が別の細胞の発火による入力を受けて脱分極し、ある閾値を超えると起こる。したがって、平均発火頻度の変化は膜電位変化のダイナミクスと密接な関係をもってい

る。そして、一般に膜電位は入力となる発火系列の平均発火頻度の変化などに応じて比較的連続に変化していると捉えられることが多い。しかし、ここ十数年来膜電位変化にさらに興味深いダイナミクスがあることがわかってきた。それが、ここで取り上げる膜電位の状態間ゆらぎである (Fig. 1)。

状態間ゆらぎは神経細胞の膜電位が2つの安定した状態の間をゆらぐ現象で、さまざまな動物のさまざまな脳の部位で観測されている。一般に、2つの状態のうち、より分極した状態をダウン状態、もう1つの状態をアップ状態とよぶ。状態間ゆらぎのダイナミクスは動物の種類、部位、動物の状態（麻酔下、自然な睡眠状態、覚醒状態）、刺激の有無によってさまざまである。たとえばそれぞれの状態の平均持続時間は、条件によって数十msから数sまでの幅がある。また、周期性についても、数Hz以下の周期のまわりをゆらいでいる場合もあれば、特徴的な周期をもたない場合もある。しかし、いずれの場合にも共通した重要な性質として、細胞はアップ状態ではよく発火するが、ダウン状態ではまったく発火しないか、きわめて低い頻度でしか発火しないということがある。このことは、状態間ゆらぎが脳内の情報処理に大きな影響を与えることを意味する。以下に記述するように、状態間ゆらぎの機能はまだ十分理解されているとはいえないが、考えられる機能には興味

Bistability and State Transition in Membrane Potential of a Neuron: Their Functional Roles in Information Processing and Underlying Mechanisms
Go UCHIDA
Brain Science Institute, RIKEN

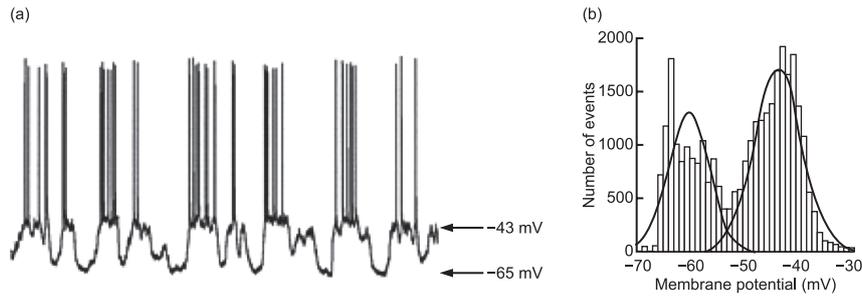


Fig. 1

Two states membrane potential fluctuation of a rat striatum neuron. (a) Intracellular trace for 6.4 s. Membrane potentials corresponding to the up and down states are labeled at the right ends of the trace. (b) Histogram of membrane potentials shown in (a). The histogram does not include the action potentials. The histogram shows clearly distinct two peaks that correspond to the up and down states. Adapted from ref. 1 and used with permission.

深いものが多い。

本稿では、状態間ゆらぎの機能と発生の仕組みについて現在までに明らかになっていることをまとめる。状態間ゆらぎの研究はさまざまな動物で行われている。最も興味深いのはヒトと同じ霊長類であるサルであるが、サルとそれ以外の動物とでは事情が大きく異なる。状態間ゆらぎを直接計測するためには、膜電位を直接計測する必要がある。一般に個々の細胞の膜電位を直接計測するためには、細胞内電気記録を行う必要があるが、これを *in vivo* (生体内)で行うことは基本的に難しい。したがって、実験に多くの手間を要する高等動物になるほど、その成功例は少なくなる。現在のところ、サル以外の動物(ラット、ネコなど)では困難を伴うものの *in vivo*での細胞内電気記録で膜電位の状態間ゆらぎを直接計測した研究がいくつかある。一方、サルでは著者の知る限り *in vivo*での細胞内電気記録の成功例はなく、より簡単な方法である細胞外電気記録(膜電位は計測できないが発火活動は記録可能)で記録された発火活動から数理モデルを通して状態間ゆらぎの存在を明らかにするというのが唯一の有効な方法である。そこで、本稿では状態間ゆらぎに関する研究をサル以外の動物とサルとに分けてまとめた。さらに、サル以外の動物に関しては、機能との関係を理解しやすいように脳の部位ごとに記述を行った。

2. サル以外の動物

状態間ゆらぎはラットやネコなどの脳のさまざまな部位で細胞内電気記録により直接観測されている。ここでは、状態間ゆらぎが観測される代表的な部位である線条体、小脳、大脳皮質を取り上げる。これらの部

位のうち、線条体、小脳では状態間ゆらぎの機能に関する研究はほとんど行われていない。一方、大脳皮質では機能に関する研究がいくつか行われているが、研究により異なる結果が得られており、状態間ゆらぎの機能に関して意見の一致を見ていないのが現状である。また、状態間ゆらぎの仕組みに関しては、大脳皮質、小脳はそれぞれ独自の異なる仕組みをもっていると考えられている。一方、線条体はそれ自身で状態間ゆらぎを発生させる仕組みはもっておらず、大脳皮質からの入力をただ反映してゆらぎが起こっているにすぎないと考えられている。以下にそれぞれの部位について詳述する。

2.1 線条体

膜電位の状態間ゆらぎが最も古くから知られているのは、ラットの線条体(striatum)にある中型有棘細胞であろう。線条体は大脳基底核とよばれる神経細胞の集まりの主要な構成要素の1つである。大脳基底核は運動の制御にかかわっていることがよく知られており、パーキンソン病の患者では大脳基底核に病的な変化が認められる。大脳基底核は大脳皮質にあるほとんどすべての領野から入力を受けているが、その最初の受け手が線条体であり、中型有棘細胞が全体の90-95%を占めている。

ラットの中型有棘細胞は、麻酔下のみならず徐波睡眠状態(いわゆる「深い眠り」の状態)でも状態間ゆらぎを示すことから²⁾、状態間ゆらぎは麻酔による副次的な現象ではないことがわかる。しかし、状態間ゆらぎの線条体における機能はほとんどわかっていない。覚醒状態でじっとしているラットの中型有棘細胞では、2つの安定した状態が見られなくなることが報告されている²⁾。このことは、ゆらぎが睡眠中の情報

処理にだけ関係していることを意味しているのかもしれない。しかし、上述のように、線条体は運動の制御と密接にかかわっている。したがって、運動中のラットで状態間ゆらぎが起こるか否かを確かめることは重要である。しかし、動いている動物からの細胞内電気記録は現在の技術ではほとんど不可能である。

次に、状態間ゆらぎが起こる仕組みであるが、中型有棘細胞の状態間ゆらぎは脳皮質からの入力を反映したものに過ぎないと考えられている³⁾。その根拠の1つは電極から細胞に電流を流しても状態遷移が誘発されないことである³⁾。このことは、細胞膜自体には2つの安定した状態を生じさせる特性がないことを意味している。もう1つの根拠は、脳皮質からの入力を遮断するとダウン状態からアップ状態への遷移が見られなくなることである³⁾。

2.2 小脳

ラットとブタの小脳にあるプルキンエ細胞も膜電位の状態間ゆらぎを示す⁴⁾。小脳もやはり運動と深くかかわっており、小脳へ損傷を受けると運動の学習が阻害される他、精密な運動ができなくなったり体のバランスをとるのが難しくなったりする。小脳は脊髄などから運動に関する情報のみならず、感覚情報も受け取っている。そして、小脳での情報処理の結果はプルキンエ細胞の活動を通して他の部位に出力される。

プルキンエ細胞の状態間ゆらぎの研究は麻酔下のみで行われている。ラットの場合状態遷移は自発的に起こっているが、ヒゲに刺激を加えると、細胞がダウン状態にあるときはアップ状態への遷移が、アップ状態にあるときはダウン状態への遷移が誘発される⁴⁾。これらの現象がもし運動中のラットでも起きているのなら、運動に伴う感覚情報の変化がプルキンエ細胞の状態遷移のダイナミクスに反映されることになり興味深い。

線条体の中型有棘細胞と異なり、プルキンエ細胞は非線形力学系の観点から興味深い性質をもっている。膜電位がダウン状態にあるプルキンエ細胞に脱分極する方向の電流を電極から短時間流すと、細胞の膜電位がアップ状態に遷移し、逆に、膜電位がアップ状態にあるプルキンエ細胞に過分極する方向の電流を短時間流すと、膜電位がダウン状態に遷移する⁴⁾。これらのことは、2つの安定した膜電位が、個々の細胞の膜自身もつ性質に由来することを示唆している。さらに、安定した2つの状態が非線形系でよく見られることを考えると、その性質は膜に発現しているイオンチャネルの開閉確率の非線形な電位依存性である可能

性が高い。プルキンエ細胞に関してさらに興味深いのは、ダウン状態にある細胞にさらに過分極する方向の電流を短時間流すとアップ状態への遷移が誘発されることである⁴⁾。また、上記のヒゲへの刺激では、脱分極する方向の電流が同様の現象、つまりアップ状態からダウン状態への遷移を引き起こす。すなわち、同じ方向の刺激（過分極方向の通電やヒゲの刺激による脱分極性応答）が、そのときの細胞の状態に応じて逆向きの遷移（アップ状態への遷移やダウン状態への遷移）を引き起こすのである。

これらの現象を定性的に説明するために1つの細胞モデルが提案された⁴⁾。そのモデルでは膜電位と、遅い時定数をもつ過分極活性化カチオン電流（hyperpolarization-activated cation current, 逆転電位 -30 mV）を担うチャネルの開閉確率が動的変数にとられる。これらの動的変数を支配する2次元非線形方程式の解を相空間（phase space）で解析すると、アップ状態とダウン状態に対応した2つの安定した固定点（fixed point, 系が時間変化しない状態に対応する相空間上の点）があらわれる（Fig. 2）。この2つの安定固定点の存在は、膜電位を支配する方程式に含まれるナトリウムチャネルが開く確率のもつ非線形な電位依存性に由来している。そして、上記の現象は相空間の大域的な構造、つまりそれぞれの固定点のもつ吸引域（basin of attrac-

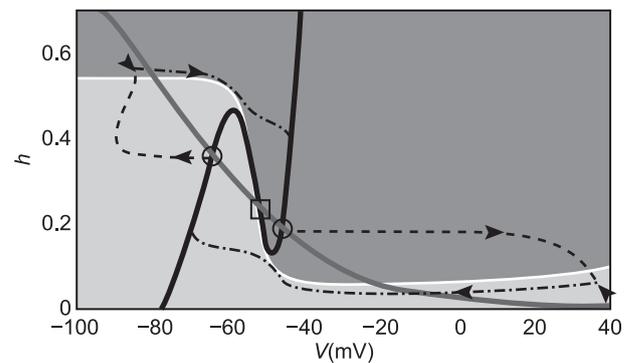


Fig. 2 Phase space for the two dynamical variables. The horizontal axis represents membrane potential and the vertical axis inactivation term of the channels for hyperpolarization-activated current. The black and gray solid lines are the nullclines $dV/dt = 0$ and $dh/dt = 0$, respectively. The circles indicate the stable fixed points that correspond to the two stable states of membrane potential, and the square indicates the unstable fixed point. The white line represents the separatrix, which is the border between the basins of attraction of the up (dark gray) and the down state (light gray). Arrows indicate the trajectory of the dynamic variables during (dashed lines) and after (dash-dotted lines) an outward current injection (left) or a simulated stimulus input (right). Adapted from ref. 4 by permission from Macmillan Publishers Ltd: *Nature Neurosci*, copyright (2005).

tion, ある安定固定点の吸引域内にある任意の点を初期条件とすると系は最終的にその固定点に引き込まれる)の拡がり方から説明される (Fig. 2).

2.3 大脳皮質

大脳皮質における膜電位の状態間ゆらぎは, ラットやマウスのパレル皮質 (ヒゲからの情報を処理する体性感覚野), ネコの第1次視覚野およびその他いくつかの領野で観測されている. ここでは, まずネコの第1次視覚野を例にとり, 状態間ゆらぎの機能を考えてみる.

第1次視覚野は大脳皮質において視覚情報を最初に受け取る領野であり, 個々の細胞は視覚的に視野に提示された縞模様に応答する. また, 応答の強さは縞模様の向きによって異なる (方位選択性). ちなみにここでいう応答とは刺激提示期間における平均発火頻度の増加のことである. Anderson らは麻酔下のネコにいろいろな向きの縞模様を提示し, アップ状態の平均持続時間と電位が平均発火頻度の方位選択性に対応するような刺激依存性を示すこと, つまり平均発火頻度が高い刺激ほどアップ状態の平均持続時間が長くその電位もより脱分極側にシフトする傾向があることを見いだした⁹⁾. この結果は, 刺激に対する平均発火頻度の変化に, 状態間ゆらぎの変化が深くかかわっていることを示唆している.

しかし, Haider らはやはり麻酔下にあるネコの第1次視覚野で, Anderson らとは異なり, 刺激提示は状態間ゆらぎのダイナミクスに影響を与えないという結果を得た⁶⁾. さらに, アップ状態での電位が刺激に依存した Anderson らの結果とは異なり, Haider らはアップ状態での電位が刺激に依存せず自発的にゆらいでいることを見いだした⁶⁾. また, Haider らは, 同一の刺激に対する平均発火頻度で見た細胞の応答は, 細胞がアップ状態にあるときのほうが2倍以上大きく, アップ状態での自発的な電位のゆらぎが脱分極するほうへゆらぐほど発火頻度が上昇することを見いだした⁶⁾. これらのことから彼らは刺激に対する細胞応答の利得がアップ状態における脱分極の程度を通して脳の中で内的に調整されており, この利得の調整が情報の選択, 特に動物の内的な情報選択に深くかかわっている注意による情報の選択と関係しているのではないかという考えを出している. しかし, 覚醒状態のネコで第1次視覚野の状態間ゆらぎを調べた研究はないので, 状態間ゆらぎが注意のような動物の内的な状態を反映しているのかどうかは明らかではない. また, なぜ Anderson らと Haider らの結果が異なるのかは今後解

決されなければならない問題の1つである.

次に大脳皮質における状態間ゆらぎ発生の仕組みについて見てみる. 線条体と異なり, 大脳皮質の場合は脳切片でも状態間ゆらぎが観測されること⁷⁻⁹⁾から, ゆらぎが他の脳部位からの入力に依存せず自律的に起こっている可能性が高い. これを説明するために, 先の小脳における仕組みとはまったく独立に, 再帰的な興奮性結合を考慮に入れたモデルが提案されている⁸⁾ (ちなみに小脳には再帰的な興奮性結合はない). すなわち, ネットワークの一部の細胞が自律的に発火する仕組みを内包しており, それらの細胞の発火に誘発されたアップ状態への遷移がネットワークを構成する再帰的な興奮性結合を通してすべての細胞に急速に伝わるというモデルである. このモデルでは近傍の抑制性細胞からの入力によってバランスされた再帰的な興奮性入力を通してアップ状態が維持される. そして, 細胞が発火している間に遅い時定数をもったナトリウム依存性カリウムチャネルが活性化してくることで興奮性が抑えられ, ネットワーク全体の興奮性が維持できなくなったときダウン状態への遷移が起こる.

アップ状態の維持とダウン状態への遷移の仕組みが異なるが, アップ状態への遷移に再帰的な興奮性結合が重要な役割を果たしているモデルは他にも提案されている¹⁰⁾. フェレット前頭皮質の脳切片に興奮性シナプスの働きを阻害する薬を投与した実験では, 一部の細胞のアップ状態への遷移を伴わない自発的な発火を残して, アップ状態への遷移が見られなくなるという結果が得られている^{7,8)}. この結果はアップ状態への遷移に興奮性結合が深く関与していることを示唆している. また, 上記2つのモデルでは, ネットワーク全体がある程度の周期性をもって, アップ状態とダウン状態を繰り返す. これは, 徐波睡眠状態で個々の細胞の状態間ゆらぎが脳波と同期しており, ネットワークレベルでゆらぎにある程度の周期性が見られるという実験結果¹¹⁾とも定性的に一致する.

さて, われわれが感覚情報に基づいて行動を計画したり, 推論など論理操作を行うときに, 一時的に情報を保持したり操作したりすることが必要になる. このとき使われる記憶のことを作業記憶という. 上記のように, 再帰的な興奮性結合を通して, ネットワークレベルでアップ状態への遷移と維持が達成される場合, 個々の細胞はアップ状態にある間発火し続けることが可能である. そして, この持続的な発火が作業記憶に対応する神経活動ではないかという説が提案されている. しかし, それを裏付ける実験的証拠は見つかっていない.

3.

サル

はじめにも書いたように、状態間ゆらぎの研究をサルで行うには、細胞内電気記録によって直接状態間ゆらぎを観測するのではなく、細胞外電気記録された発火活動をモデルを使って解釈するというのが唯一の有効な方法である。そして、このような考えにたって行われた研究が2つある。1つは北野らが行ったサルの線条体の中型有棘細胞に関する研究である¹²⁾。彼らは、覚醒状態にあるサルの大脳皮質の運動野に電気刺激を与え、そこから入力を受けている中型有棘細胞が発火するタイミングを計る実験を繰り返した。すると、発火の遅延の分布関数に2つのピークがあらわれた。彼らは、中型有棘細胞の詳細な細胞モデルを使ったシミュレーションで、2つのピークは膜電位に2つの状態があると仮定するとよく説明できることを示した。この研究は、サルにおいて状態間ゆらぎが存在する可能性を初めて示したのみならず、それを覚醒状態にある動物で示したという点で重要である。

さて、「2.1 線条体」の項で記述したように、線条体における状態間ゆらぎは大脳皮質からの入力のゆらぎを反映していると考えられている。したがって、サルの線条体で状態間ゆらぎが見られることは、サルの大脳皮質でも状態間ゆらぎが起こっている可能性を示唆している。それを、北野らとはまったく異なるモデルと発火活動の記録の組み合わせで示したのが著者らの研究である¹³⁾。著者らの研究では麻酔下のサルの下側頭葉視覚連合野（TE野）から複数の細胞の発火活動を同時に記録した（Fig. 3）。TE野は、物体像の知覚および認識において重要な働きをしている大脳皮質の領野である。著者らは細胞が自発的に発火している状態で記録を行い、記録された発火系列の自己相関関

数、細胞間の相互相関関数などの統計的性質を調べた。そして、それらの性質が、細胞の発火頻度が膜電位の状態間ゆらぎに応じて2状態マルコフ過程（2つの状態をもち、遷移確率が現在の状態にだけ依存する確率過程）にしたがって変化しており、細胞間でその変化が同期しているというモデル（Fig. 3）で定量的に説明できることを示した。このことは、TE野の細胞が発火頻度の異なる2つの状態間をゆらいでおり、かつそのゆらぎが細胞間で同期していることを示唆している。著者らの研究はサルの大脳皮質で状態間ゆらぎが起こっている可能性を初めて示した研究である。また、状態間ゆらぎが2状態マルコフ過程で記述されることから、ゆらぎに周期性がないことになり、周期性の見られる脳波との関連は薄い可能性が高い。これは徐波睡眠時に状態間ゆらぎが脳波と相関をもつネコの大脳皮質の細胞などとは異なっており、ゆらぎ発生の仕組みを考える上で興味深い。また、非常に多くの神経細胞の集団的な活動を反映していると考えられる脳波との相関が低いと見られるにもかかわらず、状態間ゆらぎの細胞間同期が見られたことも、状態間ゆらぎ発生の仕組みや機能を考える上で興味深い。

4.

おわりに

本稿では、膜電位の状態間ゆらぎについてその機能と仕組みを見てきた。状態間ゆらぎはさまざまな動物のさまざまな脳の部位で観測される現象である。しかし、その機能については動物、部位を問わずなお不明な点が多い。そして、そのおもな原因の1つは行動や課題を行っている動物から細胞内電気記録を行えないことである。また、ここまでの記述から明らかなように、状態間ゆらぎの仕組みや機能をより深く理解する

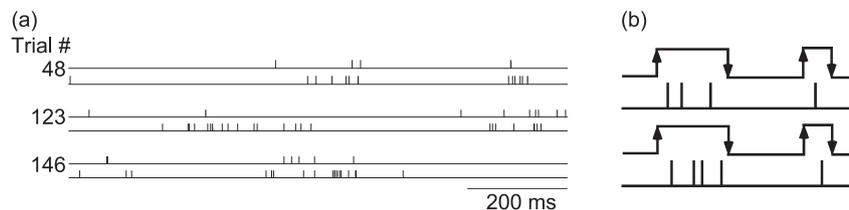


Fig. 3

Firing pattern of TE neurons and the Markov model of two states fluctuation. (a) Experimentally recorded spike activities on three trials are shown. For each trial, activity of one neuron is indicated in the top and that of the other in the bottom row. The vertical lines represent spike timing. For each neuron, there are two distinct periods: the period during which the neuron fires (firing period) and the period during which the neuron does not fire (non-firing period). Moreover, firing periods and non-firing periods of the neurons overlap well, respectively. These characteristics are qualitatively consistent with the results of our model analysis. (b) A schematic diagram of our model. For a neuron pair, synchronized two-state Markov processes describe fluctuations in firing rates of the neurons that are likely to correspond to membrane potential fluctuations (the top and the third trace from the top). The neurons fire only at the up-state (the second from the top and the bottom trace).

ためにはネットワークレベルでの細胞活動を研究することが不可欠であると思われるが、細胞内電気記録は同時に多数の細胞から記録を行うことができない。今後細胞内電気記録に関するこれらの問題が克服されるかどうかはわからないが、行動や課題を行っている動物を用いてネットワークレベルでの状態間ゆらぎの研究を行うには、細胞内電気記録以外の方法をとるのが現時点では現実的であるように思われる。その1つとして考えられるのはサルで用いられているような、発火活動の記録とモデルを組み合わせた研究である。近年、行動や課題を行っている動物から多数の電極を用いて同時に多くの細胞の発火活動を記録できるようになってきたので、この方法は有効であると思われる。別の方法として考えられるのは、2光子顕微鏡によるカルシウムイメージングである。マウスの視覚野の脳切片を用いた実験では、細胞内カルシウム濃度の上昇と、細胞のアップ状態とがよく対応するという結果が得られている⁹⁾。また、顕微鏡の小型化により、行動中の動物から多数の細胞の活動を同時にイメージングする技術も開発されてきている¹⁴⁾。

最後に、モデルの研究からもわかるように状態間ゆらぎに関する研究は、神経科学の分野のみならず、非線形力学系、非平衡統計物理学などの観点からも興味深い。このようなことから状態間ゆらぎの研究は生物物理学の研究テーマとしてふさわしいと思われる。この特集記事によって1人でも多くの方がこのテーマに興味をもっていただければ幸いである。

文 献

- 1) Stern, E. A., Kincaid, A. E. and Wilson, C. J. (1997) *J. Neurophysiol.* **77**, 1697-1715.
- 2) Mahon, S., Vautrelle, N., Pezard, L., Slaght, S., Deniau, J., Chouvet, G. and Charpier, S. (2006) *J. Neurosci.* **26**, 12587-12595.
- 3) Wilson, C. J. and Kawaguchi, Y. (1996) *J. Neurosci.* **16**, 2397-2410.
- 4) Loewenstein, Y., Mahon, S., Chadderton, P., Kitamura, K., Sompolinsky, H., Yarom, Y. and Haussler, M. (2005) *Nature Neurosci.* **8**, 202-211.
- 5) Anderson, J., Lampl, I., Reichova, I., Carandini, M. and Ferster, D. (2000) *Nature Neurosci.* **3**, 617-621.
- 6) Haider, B., Duque, A., Hasenstaub, A. R., Yu, Y. and McCormick, D. A. (2007) *J. Neurophysiol.* **97**, 4186-4202.
- 7) Sanchez-Vives, M. and McCormick, D. (2000) *Nature Neurosci.* **3**, 1027-1034.
- 8) Compte, A., Sanchez-Vives, M., McCormick, D. and Wang, X. (2003) *J. Neurophysiol.* **89**, 2707-2725.
- 9) Cossart, R., Aronov, D. and Yuste, R. (2003) *Nature* **423**, 283-288.
- 10) Kang, S., Kitano, K. and Fukai, T. (2004) *Neural Netw.* **17**, 307-312.
- 11) Steriade, M., Timofeev, I. and Grenier, F. (2001) *J. Neurophysiol.* **85**, 1969-1985.
- 12) Kitano, K., Cateau, H., Kaneda, K., Nambu, A., Takada, M. and Fukai, T. (2002) *J. Neurosci.* **22**, RC230 (1-6).
- 13) Uchida, G., Fukuda, M. and Tanifuji, M. (2006) *Phys. Rev. E* **73**, 0319101-0319106.
- 14) Brecht, M., Fee, M. S., Garaschuk, O., Helmchen, F., Margrie, T. W., Svoboda, K. and Osten, P. (2004) *J. Neurosci.* **24**, 9223-9227.



内田 豪 (うちだ ごう)

理化学研究所脳科学総合研究センター研究員
東京工業大学大学院理工学研究科博士後期課程修了(理学博士)後、東京大学先端科学技術研究センター COE 研究員、理化学研究所脳科学総合研究センター研究員、理化学研究所基礎科学特別研究員を経て現職。

内田 豪

研究内容:生命系におけるゆらぎ
連絡先:〒 351-0198 和光市広沢 2-1
E-mail: guchida@brain.riken.jp