

論文の内容の要旨

論文題目 スパイク時刻依存シナプス可塑性によるシナプス集団の学習への影響

氏名 中村光晃

動物における情報処理の主要を担う神経回路は、ニューロンがシナプスと呼ばれる構造を介して結合したネットワークである。シナプスはニューロンからニューロンへの情報伝達を行うが、ニューロンの出力であるスパイクとも呼ばれる電位のパルス発火は発生するかしないかのデジタル的な信号であるのに対して、シナプスにおける情報伝達はアナログ的であり、このシナプスにおける情報伝達の効率をシナプスの結合強度という。シナプスは結合強度を変化させることによって同じニューロンからなるネットワークの挙動を変化させることができ、神経回路の学習や記憶といった機能にとって極めて重要な働きをする。この性質をシナプスの可塑性という。

こうしたシナプスの可塑性がどのような場合にどのような形で起こるかといったルールについては、古くから考えられているのは、シナプス前後のニューロンが同時に発火率を上げたときに、そのシナプスが強化されるという Hebb 則である。Hebb 則は、発火率を基準とするため、ある期間のスパイク発火の活発さによって活動状態を判断することになる。これに対して、比較的最近になって、シナプス前後のスパイクの発火時刻の関係が結合強度の変化の大きさ、さらにはそもそも結合が強化されるのか弱化するのかを左右するという実験結果が得られている。その結果では、シナプス前ニューロンがシナプス後ニューロンよりも少し先に発火するとシナプスが強化され、逆にシナプス前ニューロンがシナプス後ニューロンより少し遅れて発火するとシナプスが弱化するというもので、このような可塑性をスパイク時刻依存シナプス可塑性(Spike-Timing Dependent synaptic Plasticity; STDP)と呼ぶ。STDP の時間依存性については様々な生物・部位でいくつかのバリエーションが知られている。その中でも主な研究対象とされるのは、結合強度 w に起こる変化 Δw の時間依存性を示す関数を $G(t)$ とすると $t > 0$ では $G(t) = A \exp(-t/\tau)$ 、 $t < 0$ では $G(t) = -A' \exp(t/\tau)$ となるようなタイプの STDP である(ただし、 $A' > A > 0$)。これは、シナプス前ニューロンの発火がシナプス後ニューロンの発火に寄与していると考えられる場合にそのシナプスを強化し、逆の場合にシナプスを弱化するという、ニューロンの発火の関係にある因果律に適する必要なシナプス結合のみを選択してその他を淘汰する機能に結びつくためである。

STDP の存在によって、ある一つのシナプス後ニューロンに結合をもつ多数の興奮性シナプスの結合強度の分布が、入力を与えつづけることによってそれぞれ STDP によって個々のシナプス結合強度が変化し、全体として相対的に強い結合強度を持つシナプスのグループと、弱い結合強度を持つシナプスのグループに分かれる、シナプス競合と言う作用が見られ、シナプス後ニューロンの発火率変動が入力発火率の変動に比べて小さく抑えられる発火率調整が起きることが、

Integrate-and-Fire モデルニューロンを用いたシミュレーションや Fokker-Planck 方程式

$$(d/dt)P(x,t) = -(d/dx)A(x)P(x,t) + 1/2(d/dx)(d/dx)B(x)P(x,t)$$

を用いた理論的解析から予測されている($P(x,t)$ は時刻 t における x での分布密度)。

他方、実験によって、STDP によるシナプス結合強度の変化量が、単にシナプス前後のスパイクの相対的な時間関係のみではなく、元のシナプス結合強度にも依存する、というデータが示されている。このような、可塑性がスパイクの時間関係とシナプス結合強度の両方に依存する STDP を乗法的 STDP といい、それに対してその以前から考えられていた、可塑性がスパイクの時間関係のみに依存する STDP を加法的 STDP という。Integrate-and-Fire モデルニューロンを用いたシミュレーションに発見された乗法的 STDP を適用すると、シナプス結合強度の分布が二極化せず、単一のピークを持つようになり、シナプス競合が起きないとする結果が発表されている。

STDP による結合強度の変化量が示す依存性について、元のシナプス結合強度の大きさが異なれば変化量も異なるという乗法的な依存性は、必ずしも特殊なケースではなく広い範囲で見られても不思議はないと考えられる。一方で、シナプス競合が生じることによって多数の入力から処理すべき情報を与えるシナプスのみを選択的に残す淘汰作用や、ダイナミックレンジを適切に保つ発火率調整が働くメリットは大きいと考えられる。

そこで、本論文では、乗法的でありながらシナプス集団の競合作用及びシナプス後ニューロンの発火率調整作用を示すような STDP ルールを新たに提案する。具体的には、従来の加法的 STDP

ルールで時間依存性を示す関数を $G(t)$ とすると、本論文で提案する乗法的 STDP ルールは結合が強化される場合にシナプス結合強度 w の変化量は $\Delta w = (w + \epsilon)(1 - w)G(t)$ 、結合が弱化される場合に $\Delta w = w(1 - w + \epsilon)G(t)$ のように表される(ただし、 $0 \leq w \leq 1$)。 ϵ はノイズ成分で、本論文では指数分布にしたがうものとしている。また、加法的 STDP において Fokker-Planck 方程式に基づきシナプスの結合強度分布の変化を解析的に予測する手法を、任意の乗法的 STDP ルールに適用できるように拡張し、本論文で提案する乗法的 STDP ルールについてシナプス結合強度の平衡状態における分布を予測した。

本論文で提案した乗法的 STDP ルールについて、拡張した Fokker-Planck 方程式から解析的に予測した平衡状態における結合強度分布、および Integrate-and-Fire モデルニューロンを用いたシミュレーションによる検証の結果、新たに提案する乗法的 STDP ルールによって、シナプス集団が競合作用を起こすこと、及び、シナプス集団の競合作用によってシナプス後ニューロンの発火率変動が入力の長期的な発火率変動に比べて小さくなる発火率調整作用が生じることを示した。

これまでに述べてきたシミュレーション及び Fokker-Planck 方程式による解析では、入力として情報表現力に乏しい Poisson 分布に従うランダムなスパイク列を想定している。実際の動物で意味のある情報を処理できる神経回路を STDP による学習で獲得するモデルとして、鳥類や哺乳類の聴覚系にあると考えられる、左右の耳に入った音の位相差を検知する神経回路を、提案した乗法的 STDP を用いて学習できることを、シミュレーションを用いてしめした。

ここまで、STDP によるシナプス集団の競合や淘汰といった作用は、単一のシナプス後ニューロンに結合し、共通のシナプス後ニューロンスパイクの影響を受けるモデルで考えてきている。回路を構成する素子としてのニューロンは、その動作の再現性があまり高いとはいえず、STDP によるシナプス集団の学習も、確率的な要素が大きい。先に示した音の位相差検知回路を含め、実際の神経回路は多数のニューロンから構成されるため、それらのニューロンが独立して単に確率的に学習するのみでは、全体として効率のいい情報処理を行う回路を構築するのは困難である。

そこで、シナプス後ニューロン間に、主に抑制的な相互作用を導入することで、確率的ではありながらも Kohonen の自己組織化マップモデルに用いられるような Winner-Take-All による学習を行わせることで、神経回路を構成するニューロンが入力の位相空間を適切に分担するモデルを提案し、これをシミュレーションによって検証した。さらに、位相空間内で近い関係にあるニューロンとの間には興奮性結合を導入することによって、学習によって獲得される神経回路が位相保存マップを構築しうることも示した。