

海馬モデルにおける有限パスのダイナミクスについて

黒田 茂*

1 はじめに

1.1 H.M. とエピソード記憶

患者 H.M. は, この半世紀の間のヒトの記憶と脳との関係に関する研究を強く方向付けてきた [26]. 彼は, てんかん治療の為に行われた実験的な手術によって海馬を含む両側の内側頭葉を除去された後, ほぼ記憶機能のみに選択的な障害を呈したと考えられている [18, 12, 15]. 彼の記憶障害は, 短期記憶を長期記憶に移行することができないというものであり [12], その後の研究から海馬の損傷が主たる原因であると考えられている [27]. 彼はその場に情報が呈示されていれば, それに注意むけて短時間憶えていられるし, それについての会話をしたり行動もできる. この意味で, 短期記憶には問題がない. しかし, 意識が一旦その状況から離れ別な状況を挟むと最早, 先程の会話の内容や何をしていたか, 誰と話していたかも憶えていない. この意味で長期記憶を形成できない. 従って以前の記憶と現在の出来事に関連付け新たな記憶とすることもできない.¹ 時間的に特定される出来事, および複数の出来事間の時間的・空間的關係についての記憶をエピソード記憶という [25]. 例えば, 今朝, 昨日, 去年 或は 5 年前に起こった出来事をその状況と共に時間的な順序関係を含めて思い出す記憶である. この意味で, H.M. はエピソード記憶を形成出来ないと言える.

*北海道大学 理学研究科 数学専攻 Email : kuroda@math.sci.hokudai.ac.jp

¹ 手術前の 1 から 3 年の間の記憶がなく, さらに以前の記憶は保たれている. このことから, 海馬を介して強化された長期記憶を形成するのに必要な年数ではないかと考えられている. 一方, 手続き記憶と呼ばれる非言語的な記憶 (例えば, 触覚を使った迷路学習, ハノイの塔) は, 形成可能である.

1.2 ヒトの記憶とは何か

心理学辞典 [14] によると, 記憶とは, 過去経験を保持し, 後にそれを再現して利用する機能で, それは符号化 (記銘), 貯蔵 (保持), 検索 (想起) の 3 段階からなる. とある. また, エビングハウスやバートレットから始まって, 近年の認知心理学における実験室内及び日常的での記憶に関する研究は [16], 記憶は, 新奇性, 随伴する感情, 先行経験, 状況等による記銘時における修飾を受け, 各人の先行する認知構造との整合性, 物語化の下で再構成されることを示している. 更に, 目撃証言の研究 [11] は, 質問文に含まれる示唆によって, 容易に新事実が付け加えられ, それと整合的な記憶が新たに再構成されることを明らかにしている. 以上のような知見は, 我々のエピソード記憶が短に経験を要約しそれらの時空間的關係を記録し, それを時に再現するような静的なものではないことを示唆する. それは, 個々の経験の記名, 保持, 想起の全ての諸相において, 新たに構成される可能性に開かれている. そのような過程から切り出された断面を, 我々が事実に対する記憶と呼ぶのは, 我々のも一つの態度である. そのような言明の有効性は, 内的な整合性および各人が属する共同体における整合性 (社会的な記憶) との局所的な競合の結果として, その都度与えられるのだろう.

1.3 本稿の観点

記憶に関するこのような事態を記述する言語を我々は, 脳内ダイナミクスの内に見出したい. また, それによって, より具体的な描像を与えたいというのが, 広い意味での動機である. 海馬の損傷がもたらす記憶障害は, そもそも基盤となる記憶のネットワーク

を形成できないことを物語っている。脳の特定位の障害がヒトの認知機能の選択的障害を引き起し得るといふ様々な事例は、脳の各部位内の回路様式及びそれらの間の結合様式の特異性や神経生理学的特性が、認知機能の諸相において、いかにして、どのような独自の役割を演じ得るかという問題を提起してきた。我々は、対象とする部位におけるそれらの性質を神経回路網のレベルで抽象し、ダイナミクスを言語として可能な機能を記述することを通して、ヒトの認知構造を構成的に理解するというアプローチを採用する。本稿ではその第一歩として、解剖学的・神経生理学的知見を基に海馬の骨格モデルを構成し、そのダイナミクスの解析を通してエピソード記憶形成において海馬が担う機能について検討した。

2 海馬

海馬の主な入出力先である内嗅領皮質は、全ての感覚情報（視覚、聴覚、嗅覚、体性感覚等）の入力を受け取っている。従って、それらの情報は海馬へ入力されている [13, 7]。このことから、海馬へ入力される情報は各種の感覚情報がある程度統合されたものであると考えられる。また、内嗅領皮質と新皮質の各連合野の間には、直接、間接的な入出力経路が存在する。従って、これら解剖学的事実は、海馬は外的情報と内的情報を介在しえる部位を占めていることを示している。解剖学的特徴から、海馬は歯状回、CA3 領野、CA1 領野に分けられている。海馬内の主な興奮性経路は歯状回 ⇒ CA3 領野 ⇒ CA1 領野の一方向的経路である。また、各領野には、抑制性細胞も存在し、興奮性細胞との結合をもつ。以下では簡単な為、海馬モデルとして CA3 ⇒ CA1 結合系を取り上げる。更に、辺縁系に属する中隔核から CA3、CA1 領野の抑制性細胞へ抑制性のシナプス結合が存在する [6, 21]。抑制性入力引き起こす抑制性細胞の抑制は、脱抑制と呼ばれる（図 1）。また、中隔核からの入力は、探索中のラットで観察されるシータ波と呼ばれる 4–12Hz のゆっくりとした局所フィールド電位の主要な生成源と考えられており、シータ波が現れている時、上記

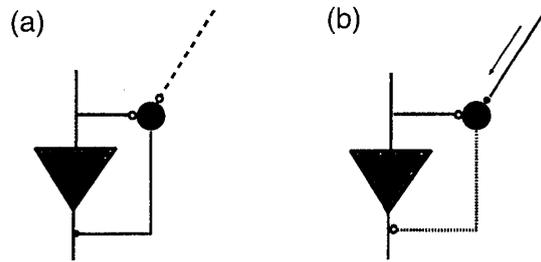


図 1: 中隔核からの入力の効果
 (a) 中隔核からの入力無し (抑制性細胞は結合をもつ細胞を抑制できる)
 (b) 中隔核からの入力有り: 脱抑制 (抑制性細胞は、それ自身が抑制される為、それと結合をもつ細胞は抑制されない)

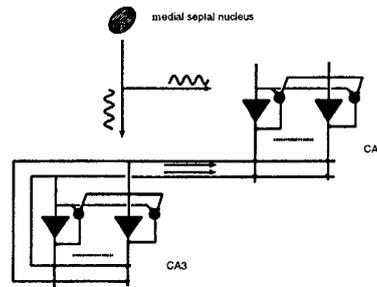


図 2: 中隔核からの入力付き CA3 ⇒ CA1 結合モデルの模式図。CA3 領野 (左側) から CA1 領野 (右側) への結合が存在。逆三角は興奮性細胞。その横の小さい黒丸は抑制性細胞。上方にある楕円は中隔核を表す。

の脱抑制が周期的に起こっていると考えられる [21]。CA3、CA1 領野の解剖学的な特徴の相違点は、CA3 領野では、広範囲かつ密な興奮性相互結合が存在 [10, 1] する一方、CA1 領野では、興奮性の相互結合は非常に制限されている点である [4]。

3 海馬モデル

上記の解剖学的・神経生理学的知見を基に中隔核からの入力を伴う CA3 ⇒ CA1 結合モデルを構成する [23]。海馬モデル全体の模式図を図 2 に示す。時刻 n における中隔核からの入力を、 $\theta(n) = 1$ (脱抑制) 又は $= 0$ で表す。以後、簡単な為、それぞれ期間 T_D および T_I で交互に繰り返すとす。まず、CA3 領野の骨格モデルを示す。 $X = (x_1, x_2, \dots, x_N)$, $Y = (y_1, y_2, \dots, y_N) \in \mathbf{R}^N$ とし、 $x_i(n), y_i(n)$ はそれぞれ CA3 領野の i 番目の興奮性細胞と抑制性細胞の

時刻 n における活動度とする. CA3 モデルを

$$(X(n+1), Y(n+1)) = F(X(n), Y(n); \theta^m(n)) \quad (1)$$

で表す. 具体的には, 状態更新において確率を導入した相互結合型ニューラルネットワークで与える.

$$x_i(n+1) = \begin{cases} \Theta_\gamma \left(\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N w_{ij} x_j(n) - \theta^m(n) d_i y_i(n) \right) \\ \quad \text{(with probability } p_x) \\ x_i(n) \quad \text{(otherwise)} \end{cases} \quad (2)$$

$$y_i(n+1) = \begin{cases} \Theta_\gamma \left(\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e_{ij} x_j(n) \right) \\ \quad \text{(with probability } p_y) \\ 0 \quad \text{(otherwise)} \end{cases} \quad (3)$$

ここで w_{ij}, d_i, e_{ij} は各結合荷重を表し, シグモイド関数 $\Theta_\gamma(x) = \tanh(\gamma x)$. θ^m は中隔核から CA3 の抑制細胞への効果を表す. $\theta(n) = 1$ のとき, $\theta^m(n) = \theta^{m\vee}$ とし, このとき CA3 は脱抑制期にあるということにする. また, $\theta(n) = 0$ のとき $\theta^m(n) = \theta^{m\wedge}$ とする. 以下では, $\theta^{m\vee} = 0, \theta^{m\wedge} = 1$.

海馬への入力情報は CA3 の興奮性相互結合の結合荷重に Hebb 学習則により学習されているとする.

$$w_{ij} = \frac{1}{K} \sum_{\mu=1}^K s_i^{(\mu)} s_j^{(\mu)} \quad (4)$$

ここで K 個の N 次元ベクトル $S^\mu = (s_1^{(\mu)}, \dots, s_N^{(\mu)})$ ($\mu = 1, \dots, K$) は, それぞれ経験された一つの出来事の表象に対応する海馬への入力パターンを表していると考え. 以下の計算機実験では $K = 3$ とする. また, 記憶パターンは互いにほぼ直交している組合わせを用いた. この CA3 モデルの性質を表 1 にまとめた [23].² CA3 モデルでは, 学習された記憶パターン間を遷移し, 想起系列を生成する. 図 3(b) をみるとわかるように, 記憶パターンの想起は脱抑制期に起こるが, たまに想起を失敗している. 非脱抑制期を挟んで隣り合う数回の脱抑制期に渡って, 失敗無しに記憶パターンを想起している箇所注目する. このような CA3 における想起系列をその間の状態も含めて連結的想起系

² 記憶パターンの想起判定は, 十分小さな正数 ϵ に対して, S^μ を想起 $\iff X \in B_\epsilon(S^\mu)$ とする.

列と呼ぶことにする. 例えば, 図 3(b) の始めの方で S^1, S^2 の順で長さ 2 の連結的想起が起こっている. これを "21" と表すことにすると, この図では, 左から 21, 221, 321, 31 (長さ 2, 3, 3, 2) の 5 つの連結的想起列が存在する. このような連結的想起系列を個々の出来事の表象を関係付けた一つの単純なエピソードと考える. 生成可能な連結的想起系列の種類は, どのような記憶パターンの組を与えるかに依存しているが, 記憶パターンを固定した場合, それは主に状態更新確率 p_x, p_y に依存する. 本稿の数値計算では, 長さ 2 の全ての連結的想起系列が生成可能な値を選択している (但し $T_D, T_I \geq 2$).

次に CA1 領野の骨格モデルを示す. CA1 モデルの CA3 モデルとの主な違いは, 興奮性相互結合を考慮しないことである. $u_i(n), v_i(n)$ はそれぞれ時刻 n における CA1 領野の i 番目の興奮性細胞と抑制性細胞の活動度を表し, c_i, b_{ij} はそれらの間の結合荷重を, また a_{ij} は CA3 の j 番目の興奮性細胞と CA1 の i 番目の興奮性細胞の間の結合荷重を表す.

$$u_i(n+1) = \Theta_\gamma \left(\frac{\epsilon}{N} \sum_{j=1}^N a_{ij} \bar{x}_j(n) - \theta^I(n) c_i v_j(n) \right) \quad (5)$$

$$v_i(n) = \sum_{j=1}^M b_{ij} u_j(n) \quad (6)$$

³ ここで, θ^I は, 中隔核から CA1 の抑制細胞への効果を表し, $\theta(n - \phi) = 1$ のとき, $\theta^I(n) = \theta^{I\vee}$ とし, このとき CA1 は脱抑制期にあるということにする. また, $\theta(n - \phi) = 0$ のとき, $\theta^I(n) = \theta^{I\wedge}$ とする. 以下で $\theta^{I\vee} < 1, \theta^{I\wedge} > 1, \phi = 1$.⁴ CA3 からの入力 $X = (x_1, \dots, x_N)$ の対称性を考慮して, $\bar{X} = X$ (if $x_1 > 0$), $= -X$ (otherwise) とした. また以下で (b_{ij}) は, 周期境界条件をもつ一様 L 近傍結合 $b_{ij} = b$ (if $|i - j| \leq L$), $= 0$ (otherwise) とし, $c_i = 1$ とする. ここで, (5), (6) をまとめて $U = (u_1, \dots, u_M), X = (x_1, \dots, x_N)$ に関する式に直し

³ $v_i(n+1) = \sum_j b_{ij} u_j(n)$ とした場合, 偶数時間と奇数時間での CA1 のダイナミクスは独立になり冗長であるの上でのようにした.

⁴ ϕ の根拠として, 海馬シーク波の各領域の位相のズレとして観察されているもの [3] が考えられる.

中隔核からの入力効果	CA3 のダイナミクス (機能)
$\theta^{\text{III}}(n) = \theta^{\text{III}\vee} = 0$ (脱抑制期)	縮小的. 記憶パターンまたは局所安定点に収束. (想起過程)
$\theta^{\text{III}}(n) = \theta^{\text{III}\wedge} = 1$ (非脱抑制期)	拡大的・カオスの. 状態空間中をさ迷う. (遷移過程)
θ^{III} が変化 ($\theta^{\text{III}} \in \{\theta^{\text{III}\vee}, \theta^{\text{III}\wedge}\}$)	記憶パターン (および局所安定点) 間を遍歴する. (連結的想起系列 (単純なエピソード) の生成)

表 1: 中隔核の入力効果と CA3 のダイナミクスの対応

たものを

$$G_X(U; \theta^I) = G(U, X; \theta^I) = \Theta_\gamma \left(\frac{\epsilon}{N} \sum_{j=1}^N a_{ij} \bar{x}_j(n) - \theta^I(n) c_i \sum_{j=1}^M b_{ij} u_j(n) \right) \quad (7)$$

とすると, $b = (\gamma(2L+1))^{-1}$ の条件のもとで, X を任意に固定したときに G_X が U に関して縮小写像である為の十分条件として $\theta^I < 1$ が得られる (以下, この b を用いる). これが脱抑制期 $\theta^I(n) = \theta^{I\vee} < 1$ における CA1 の写像としての性質である. 従って仮に, θ^I を 1 未満に固定し, 有限個のパターンからなる入力のみを仮定すると, CA1 は縮小写像の有限個の組となり, その振舞いは IFS [2] や切替え縮小写像系 (例えば散逸的パイクネ変換) と等価である. この場合, それらパターンの入力履歴に対応する木構造が, CA1 空間に表現される. この表現は履歴に対して 1 対 1 とは限らない. しかし, ここで重要なのは, CA1 の状態は本質的に入力履歴のみによって決定され, 履歴の位相に関して連続的に表現されるということである. 逆に CA1 の一点は, 入力パターンの履歴に対応する (一般には 1 対多). 後者の向きの対応を, 時間的情報 (入力系列やその一部) に対する空間的情報 (CA1 空間の点や部分集合) による符号化と考え, これをコントロールコーディングと呼んだ [23].⁵ 一方 非脱抑制期 $\theta^I(n) = \theta^{I\wedge} > 1$ では, CA3 入力の影響は脱抑制期に対して $\theta^{I\vee}/\theta^{I\wedge}$ 倍に減少し, 結果として主に CA1 固有のダイナミクスで発展する. それでは, 脱抑制期と非脱抑制期の繰り返しの中で, CA3 から入力される連結的想起系列が CA1 の状態空間

⁵ 対応が 1 対 1 ならば, 無論, 入力履歴の CA1 での表現はコントロール集合になる. そうでない場合にも, そのような表現が内在することから, コントロールコーディングと呼ぶわけである. IFS [2] やフラクタル理論 [8] では, コーディングとしては, 前者の方を考える. [2] では, 後者ををアドレス付けと呼んでいる.

にどのように表現されるのかだろうか. 記述を簡便にする為に, 幾つかの集合を定義する. $T = T_D + T_I$ とし, 中隔核から入力系列 (θ_i ; $i \in \mathbf{Z}$)

$$\theta_i = \begin{cases} 1 & (\text{if } i \in [kT, kT + T_D - 1], k \in \mathbf{Z}) \\ 0 & (\text{otherwise}) \end{cases}$$

が与えられているとする. CA3 出力系列の履歴を表す為に以下のような空間 Σ を考える.⁶

$$\Sigma = \{(X_i)_{i \in \mathbf{Z}}; (X_{i-1}, Y_{i-1}) = F(X_i, Y_i; \theta_i^{\text{III}}), (X_{-i}, Y_{-i}) = F(X_{-(i-1)}, Y_{-(i-1)}; \theta_{-(i-1)}^{\text{III}}), i > 0\} \quad (8)$$

さらに Σ の部分集合

$$\Sigma_{[\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell]} = \{(X_i)_{i \in \mathbf{Z}} \in \Sigma; X_{(i-1)T} \in B_\epsilon(S^{\mu_i}), i = 1, \dots, \ell\} \quad (9)$$

を長さ ℓ の連結的想起系列 $\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell$ の集合と呼ぶ. これは, 記憶パターンが $S^{\mu_\ell}, \dots, S^{\mu_2}, S^{\mu_1}$ の順で非脱抑制期を挟んで隣り合う脱抑制期に失敗無しに想起された場合に相当する. また,

$$\Sigma_{[\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell]}(m) = \{X_m; (X_i)_{i \in \mathbf{Z}} \in \Sigma_{[\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell]}\} \quad (10)$$

とし, これを $S^{\mu_1}, S^{\mu_2}, \dots, S^{\mu_\ell}$ の連結的想起系列 $\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell$ における深さ m の CA3 出力集合と呼ぶ. 次に CA3 モデルにおいて, 想起した記憶パターンについての情報をどれくらいの期間維持出来るかを調べる. その為に, $\Sigma_{[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1} 1]}(m), \dots, \Sigma_{[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1} K]}(m)$ が集合としてどのくらい離れているかを測る指標として分離度 $J_{\Sigma_{[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1} *]}(m)}$ を導入し, これを使って, 各 $m = 0, \dots, (\ell-1)T$ とその前後の深さについて調べる. この分離度の計算には, 線形判別基準を用いた.⁷ CA3 における想起系列 (長さ $\ell = 3$) に対する分離度の計算結果を図 4 に示す. 直前の想起パターン

⁶ 実際, 数値計算においては, 一つの軌道からこれらを構成した.

⁷ 比 (集合間分散/集合内分散) の測定 (部分) 座標系に

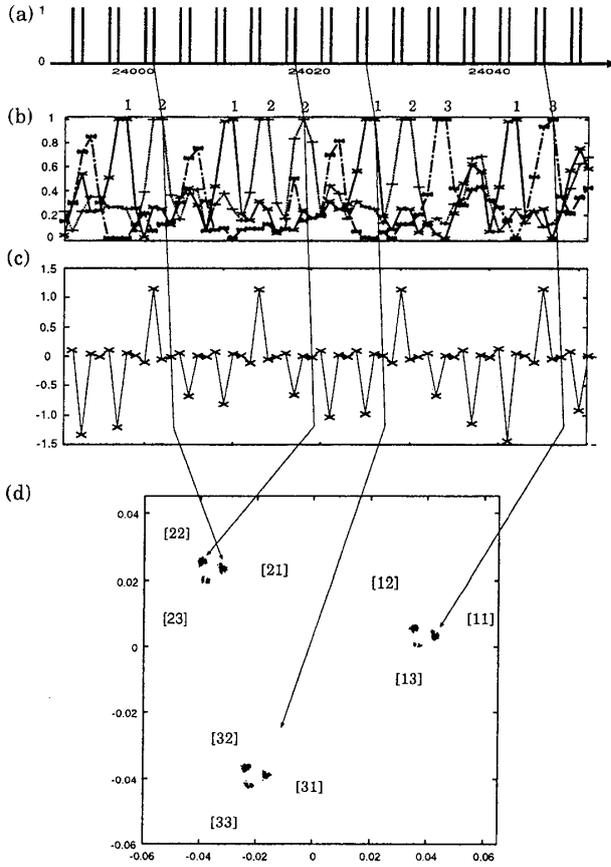


図 3: 中隔核入力つき CA3⇌CA1 結合系の振舞いとその対応
 (d) 以外の横軸は時刻 n を表す。いくつかの時刻において記した (a) から (d) にまたがる矢印は、各領域の振舞いの対応関係を表す。
 (中隔核からの脱抑制入力 (a) は、CA3 における記憶パターンの想起を引き起こし (b), CA1 に出力される。CA1 状態空間では、それは先の脱抑制期間の入力情報と結合され、離散的、階層的に表現される (c)(d).)
 (a) [中隔核]: 活動度 $\theta(n)$ ($T_D = T_I = 2$)
 (b) [CA3]: 脱抑制期における記憶想起および遷移の様子。縦軸は CA3 の時系列の各記憶パターン方向へ射影したものの絶対値を重ね描きしたもの: $|X(n) \cdot S^\mu| / \|X(n)\| \|S^\mu\|$, ($\mu = 1, 2, 3$). 値が 1 の近傍にあるとき、その記憶パターンを想起したという。上部の数字は想起された記憶パターンの番号を表す。脱抑制期に記憶パターンが想起されるとは限らない。
 (c) [CA1]: 時系列 $U(n)$ の $C_B(0)$ の第 1 固有方向 a_1 への射影: $U(n) \cdot a_1 / \|a_1\|$
 (d) [CA1]: $[\mu_1 \mu_2](0)$ の分離方向への射影 ($\mu_1, \mu_2 = 1, 2, 3$): ここでの分離方向として、集合間共分散行列 $C_B(0)$ の第 1, 2, 3 固有方向 a_i ($i = 1, 2, 3$) をとった。(各軸は、 $[\mu_1 \mu_2](0) \cdot a_i / \|a_i\|$) (※ 図中では煩雑になるので、 $[\mu_1 \mu_2](0)$ を短に $[\mu_1 \mu_2]$ と記した.)
 ここでモデルのパラメータは以下の通りである (以後の図においても同じ.) (CA3): $N = 32, d_i \in [0, \beta], e_{ij} \in [0, \alpha]$ の範囲でランダムに生成。 $\beta = 0.8, \alpha = 1.0, p_x = 1.0, p_y = 0.8, \gamma = 25$
 (CA1): $M = 96, \theta^{IV} = 0.04, \theta^{IA} = 20, \epsilon = 0.0006, \gamma = 25$
 a_{ij} は、各 i, j において独立に $0 < |a_{ij}| < 1$ となる確率が $2/N$ になる条件でランダムに生成。

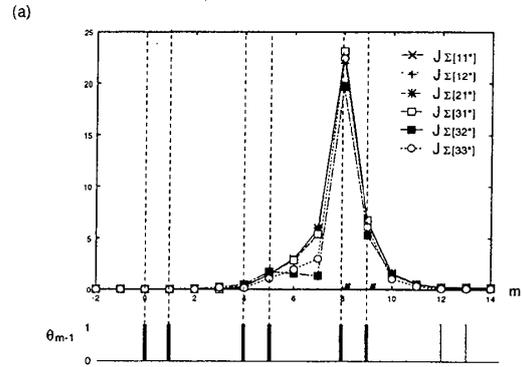


図 4: CA3 の連結的想起集合の分離度 $J_{\Sigma[\mu_1 \mu_2^*]}(m)$ ($\mu_1 \mu_2 = 11, 12, 21, 31, 32, 33$) 矢印は異なる想起パターンの入力があった時点を示す。目安として、値が 5 未満の場合、分離度が悪いと考えて良い。 ($T_D = T_I = 2$). [13*], [22*], [23*] はデータが少ないため省略。

の CA3 の遷移過程に及ぼす影響は素早く減衰しており、想起履歴をほとんど保持できないようである。すなわち CA3 における記憶パターン間遷移は、ほとんどランダムに行われている⁸

次に、CA1 が CA3 から連結的想起入力を受けているとき、対応する CA1 状態集合を見る。CA3 で定めたのと同様にして、連結的想起系列 $\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell$ の入力に対応する CA1 の状態系列における深さ m の CA1 状態集合は、

$$[\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell](m) = \{U_m; (U_i)_{i \in Z} \in [\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell]\} \quad (11)$$

ここで

$$[\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell] = \{(U_i)_{i \in Z}; U_{i-1} = G(U_i, X_{i-1}; \theta_i^I), \\ U_{-i} = G(U_{-(i-1)}, X_{-i}; \theta_{-(i-1)}^I), \\ (X_i)_{i \in Z} \in \Sigma_{[\mu_1 \mu_2 \dots \mu_\ell]}, i > 0\} \quad (12)$$

で表される。図 3(c),(d) に CA3 の入力とこれらの対応を示す ($\ell = 2$)。CA3 連結的想起系列の有する履

関する最大値をもってその集合族の分離度とする。各集合の重心間の距離が大きく、各集合がまとまっていると値が大きくなる。 $\Sigma_{[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1} 1]}(m), \dots, \Sigma_{[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1} K]}(m)$ の集合内共分散行列を $C_W(m)$, の集合間共分散行列を $C_B(m)$ とする。また、 d 個の方向 $a_1, \dots, a_d \in \mathbf{R}^M$ における分離度 $J(A)$ を $\log(\det({}^t A(C_B + C_W)A) / \det({}^t A C_W A))$ で定める (ここで $A = (a_1, \dots, a_d) \in \mathcal{M}_{M,d}$)。このとき分離度 $J_{\Sigma[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1}^*]}(m)$ は $\max_A s.t. {}^t A C_W A = I_d J(A)$ で定める。

⁸ 無論このことは、CA3 モデルのパラメータに依存している。先に述べたように、この数値実験では、記憶パターン間の多くの実現するようなパラメータを用いている。

中隔核からの入力効果	CA1 のダイナミクス (機能)
$\theta^I = \theta^{I^*} < 1$ (脱抑制期)	大域縮小的 (入力の書き込み)
$\theta^I = \theta^{I^*} > 1$ (非脱抑制期)	分離的 [閾値作用] (入力履歴の維持)
θ^I が変化 ($\theta^I \in \{\theta_D^I, \theta_I^I\}$)	CA3 連結的想起系列のコントロールコーディング. (連結的想起系列 (単純なエピソード) 群のカテゴリー化) 有限パスのダイナミクスの創発.

表 2: 中隔核の入力効果と CA1 のダイナミクスの対応

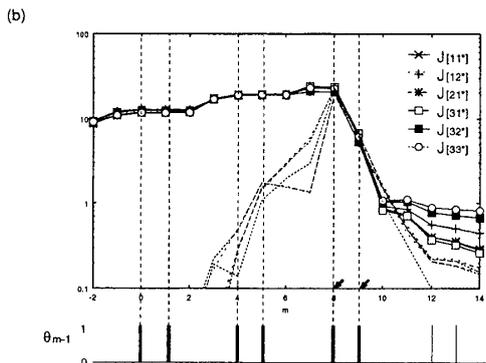


図 5: 対応する CA1 の連結的想起集合の分離度 $J_{[\mu_1, \mu_2^*]}(m)$ ($\mu_1, \mu_2 = 11, 12, 21, 22, 31, 32, 33$) CA3 の $J(m)$ を比較の為に重ね描きした (破線).

歴構造が, CA1 において自己相似的な空間構造の中に階層的に表現されている (図 3(d) ($\ell = 2$)). CA3 想起系列の CA1 の状態集合によるこのようなコーディングを海馬モデルにおけるコントロールコーディングと呼ぶ [23]. すなわち, $[\mu_1 \dots \mu_i](0) \cap [\mu_1 \dots \mu'_i](0) = \emptyset$ ($\mu_i \neq \mu'_i$), $[\mu_1 \dots \mu_{i-1}](0) \subset [\mu_1 \dots \mu_i](0)$ ($i = 1, \dots, \ell$). このことは, 状態の部分集合間のハウスドルフ距離に基づいた連結的想起列のカテゴリー化が CA1 で実現されていると考えられる [24]. どの位の長さの連結的想起系列のコーディングが可能であろうか. 先程と同様に $[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1}^*](m)$ における分離度 $J_{[\mu_1 \dots \mu_{\ell-1}^*]}(m)$ を定義し, これを見ている (図 5). 図中に矢印で示した脱抑制期における CA3 想起パターン入力の情報は, 引き続き脱抑制期での想起パターン入力に等しい為, その度に減衰しているが, CA3 (図 5 破線, 図 4) に比べて非常にゆっくりしたもので, 深さ $m = 0$ でも高い分離度を維持している. 実際, 次の脱抑制期までの深さ $m \geq -2$ までの間, 図 3(d) で見られた連結的想起系列の履歴構造に対応す

る自己相似集合を見出すことができる. 従って, 少なくとも $\ell = 3$ までの連結的想起系列の排他的なコーディングが可能であることがわかる.

系列情報のコントロール集合上でのコーディングは, IFS, 切替え縮小写像系や拡大写像と縮小写像の斜積等で容易に見出せるが, それ以外の文脈でも見出されている [19, 22, 17, 5, 20]. 本モデルにおけるコントロールコーディングの特徴は, CA1 空間にコードされる入力系列を構成している各入力の間が存在する一意でない (CA3 において想起状態を結ぶ経路に構造は見当たらない) 遷移パスの影響に抗して, コーディングを実現している点である. これは結果として, 非脱抑制期中は CA1 が入力に影響を受けにくい写像系になっていることからの帰結である. 無論まったく影響を受けない訳ではなく, それはコーディングが有限の深さに留まる原因になっている. CA1 モデルの振舞いを表 2 にまとめた.

有限パスのダイナミクスとしての観点

コントロールコーディングのコードとしての利点は幾つか挙げられている. 一つはノイズに対する頑健性である. これは縮小空間上に形成される為, この空間方向にかかったノイズは, 拡大されること無く, 速やかに減衰するからである [22]. 二つ目は, 有限の観測精度 ϵ におけるコードの読み出しを考えると, ϵ で規定されるコードの有効精度の範囲での確実な読み出しの保証である. これは, コントロールコーディングの分散性と階層性の為である [19]. これらは, コードの利用を視野に入れる時, コントロールコーディングの有用性を示唆する. 我々のモデルにおいて, CA1 の出力を受けとるネットワークを想定する

とき,⁹ カントールコーディングの実効的な機能を考える手掛かりとして他にどのような性質が存在するであろうか。先の観察(図5)から,(少なくとも長さ $l = 2, 3$ の) 連結的想起系列 $\mu_1 \cdots \mu_\ell$ に対して, その入力時だけでなく, その後の非脱抑制期中間, CA1 における排他的なコーディングが実現されていた ($[\mu_1 \cdots \mu_\ell](m); m = 0, \dots, -T_I$ のこと). 有限長の CA3 連結的想起系列 $\mu_1 \cdots \mu_\ell$ のコードとして, またそれ自体, 時間軸上で有限の長さをもつ CA1 状態系列の集合であるという2重の意味合いから, ($[\mu_1 \cdots \mu_\ell](m); m = 0, \dots, -T_I$) を $\mu_1 \cdots \mu_\ell$ に対する有限パスと呼ぶ。ここで, あるシステムにおける, 新たなダイナミクスの創発について考えよう。これは, そのシステムが作用する別のシステムに対する効果の要因が, 元来のダイナミクスにおいて一意的に還元不可能な場合に初めて意味をもつだろう。CA1 の出力を受けとるネットワークを念頭に入れるとき, このような区別された有限パスは後段のネットワークのダイナミクスを選択的な状況にシフトさせる可能性と選択的なシナプス変化の誘導の可能性を有する。これらの可能性は, CA1 における有限パスを状態とするダイナミクスを考えると, 及び, CA1 におけるカントールコーディングの機能を考える上で, 有限パスのダイナミクスという観点の有効性を示唆する。非脱抑制期 T_I がより長い場合に, これらの可能性はより大きくなると考えられる。脱抑制期に対して相対的な非脱抑制期の延長は, シータ・パターンによる中隔核からの入力に対応している。¹⁰ $T_I = 10$ に延長した場合の各深さ m における分離度 $J[\mu_1 \mu_2^*](m)$ を図6に示す。この図から少なくとも $l = 2, 3$ において, 有限パスは非脱抑制期の延長に対して頑健であることがわかる。実際, このとき非脱抑制期間中の各細胞の状態の分布は $\{-1, 1\}$ 近傍に分布しており, CA1 は複数のアトラクターをもつ2状態の一次元セルオートマトンのように振舞っている。この非脱抑制期における CA1 ネットワークの近似的

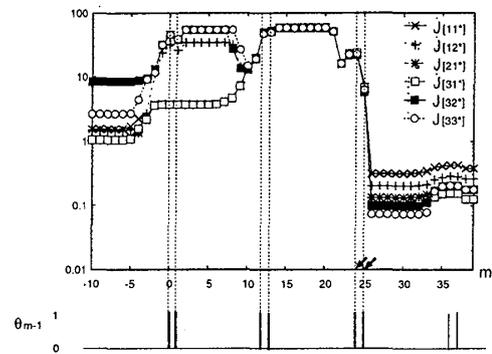


図6: CA3 連結的想起入力に対応する CA1 状態集合の分離度 : $(T_D, T_I) = (2, 10)$ の場合

に $\{-1, 1\}^M$ に属するコンフィギュレーションは, 脱抑制期中において CA3 入力と融合し, 引き続き非脱抑制期中での閾値作用によって各細胞の状態が原点近傍を離れると, 最早 CA3 の入力の影響は受けず, CA1 固有のダイナミクスによってその状態が属する吸引域をもつアトラクターに速やかに収束し, 次の脱抑制期までそこに留まる。

4 まとめ・議論

本稿では, 解剖学的・神経生理学的知見を基に海馬 CA3 \Rightarrow CA1 結合系を構成した。CA3 領域は個々の出来事の表象として, 複数の記憶パターンを保持していると考え, それらは一つの状態として表現された。更に, CA3 領野では記憶パターンの想起及びそれら想起系列の生成が実現された。このうち, 連結的想起系列を単純なエピソードと考えた。CA1 領野ではこの連結的想起系列の階層的な区別が状態空間内に実現され, これをカントールコーディングと呼んだ。これを, 単純なエピソードのカテゴリー化が CA1 で実現されていると考えた。最後に, カントールコーディングが, 如何にしてエピソード記憶形成に機能し得るかを問う為の手がかりを得る試みとして, 有限パスのダイナミクスという別の角度からの視点を取り上げた。そして, 生理学的条件に対応した非脱抑制期の延長に対する有限パスの頑健性について言及した。本稿では, 触れなかった話題についてコメントをしておく。主に, 状態系列の分離を中心に上げてきたが, 幾つかの系列が分離できない場合も数多く存在する。このようなオーバーラッピングはそれ自体, 系列の積極的な区別であると考えられる。つまり同一視するという区別である。また CA3 から CA1 の結合におけるシナプス学習が, CA1 におけるカントール

⁹ 具体的には, 前頭前野や側頭葉の連合野への直接, 間接的な想定している

¹⁰ 例えば 200msec 毎 (5Hz) に発生する連続した (20msec 間隔) 数回のパルス [21].

ルコーディングにおける入力系列のカテゴリー化に寄与しているだろう。本稿で提出したモデル及びそこから得られた知見は、動的な記憶の全体像を語り得る概念装置の一部を指摘しているのに留まっており、エピソード記憶形成過程の骨格モデルとしてもまだ不十分な物である。我々は現在、既存の記憶ネットワークおよび内的なダイナミクスを担うネットワーク(側頭葉や前頭前野を意識している)と海馬の相互結合系におけるエピソード記憶形成モデルを検討している。そこでは、上記の話題と共に、エピソード記憶形成におけるより能動的な側面が議論される予定である。

参考文献

- [1] Amaral,D.G., and Witter,M.P. (1989) The three-dimensional organization of the hippocampal formation: a review of anatomical data. *Neuroscience*. 31(3):571-591.
- [2] Barnsley,M. (1988) *Fractal Everywhere*. Academic Press,San Diego,CA.
- [3] Buzsaki.G.,Czopf.J, Kondakor.,and Kelenyi.L.(1986) Laminar Distribution of Hippocampal rhythmic slow activity(RSA) in the behaving Rat:Current-Source Density Analysis,Effects of urethane and Atropine.*Brain Research*. 365:125-137.
- [4] Christian,E.P., and Dudek,F.E.(1988) Electrophysiological evidence from glutamate microapplications for local excitatory circuits in the CA1 area of rat hippocampal slices. *J.Neuropysiol*. 59(1):110-123.
- [5] Elman,J.L.(1990) Finding structures in time. *Cognitive Science*. 14:179-211.
- [6] Freund,T.F.,and Antal,M.(1988)GABA-containing neurons in the septum control inhibitory.Nature. 336.
- [7] 林初男 (2001) 脳とカオス. 裳華房.
- [8] Hutchinson.J.E.(1981) Fractal and self similarity. *Indiana Univ.Math.J*.30(5):713-747.
- [9] 石井健一郎他.(1998) わかりやすいパターン認識. オーム社.
- [10] Ishizuka,N.,Weber,J., and Amaral,D.G.(1990) Organization of intrahippocampal projections origination from CA3 pyramidal cells in the rat. *J.Comp.Neurol*. 295:580-623.
- [11] Loftus,E.F.,and Palmer,J.D.(1974) Reconstruction of automobile destruction : An example of the interaction between Language and memory. *J.Verbal Learning and Verbal Behavior*.13:585-589.
- [12] Milner,B.,Corkin,S.,and Teuber,H.-L. (1968) Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14-year follow-up study of H.M. *Neuropsychologia*. 6:215-234.
- [13] Nieuwenhuys.R.,Voogd.J.,Huijzen.C.V.(1988) *The human central nervous system - A synopsis and atlas*. Springer-Verlag. 水野昇 他訳 (1991) 図説 中枢神経系. 医学書院.
- [14] 中島義明 他編.(1999) 心理学辞典. 有斐閣.
- [15] Ogden,J.A.,and Corkin,S.(1991) Memories of H.M. In : *Memory Mechanisms:a tribute to G.V.Goddard*, ed., Abraham,W.C.,Corballis,M.,and White,K.G. (Hillsdale,NJ:Erlbaum):195-215.
- [16] 斎藤勇 (監修)(1996) 認知心理学 重要研究集 記憶認知. 誠信書房.
- [17] Pollack,J.B.(1991) The induction of dynamical recognizers. *Machine Learning*. 7:227-252.
- [18] Scoville,W.B.,and Milner,B. (1957) Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J.Neural.Neurosurg.Psychiat*. 20:11-21
- [19] Siegelmann,H.,and Sontag,E.D.(1994) Analog computation via neural networks. *Theoretical Computer Science*.131:331-360.
- [20] Tani,J.(1998) An interpretation of the "self" from the dynamical systems perspective: A constructivist approach. *J.Consciousness Studies*. 5:516-542.
- [21] Toth,K.,Freund,T.F.,and Miles,R.(1997) Disinhibition of rat hippocampal pyramidal cells by GABAergic afferents from the septum. *J.Physiol*. 500(2) 463-474.
- [22] Tsuda,I.,and Yamaguchi,A.(1998) Singular-continuous nowhere-differentiable attractors in neural systems. *Neural Networks*.11:927-937.
- [23] Tsuda,I.,and Kuroda,S.(2001) Cantor coding in the Hippocampus. *JJIAM*. 18 :249-258.
- [24] Tsuda,I.,and Kuroda,S.(2004) Complex Dynamical Systems's Approach toward an interpretation of dynamic brain activity,Part II: Could Cantor coding afford a dynamic mechanism for the formation of episodic memory and its category? *Lecture Notes in Computer Science*.Springer-Verlag.(in press)
- [25] Tulving,E.(1983) *Elements of episodic memory*. Oxford University Press.
- [26] 山下光.(2000) 記憶の病理. 太田信夫, 多鹿秀継 (編著) 記憶研究の最前線. 北大路書房. 所収.
- [27] Zora-Morgan,S.,Squire,L.R.,and Amaral.D.G.(1986) Human amnesia and the medial temporal region: enduring memory impairment following a bilateral lesion limited to field CA1 of the hippocampus. *J.Neuroscience*.6(10):2950-2967.