

神経細胞における学習の理論モデル

九大 理 加納 省吾

総理工 和気 朝臣

学習行動は、ニューロン間のシナプス変化の結果であると考えられてきた。Albert M. Uttley は、この考えを示唆するような神経細胞のモデルを構成し、シナプス伝導率が学習曲線と同様な変化をすることを示した。我々は確率点過程論に基いた別の理論モデルを構成した。すなわち、変化するシナプス伝導率を入出力点過程間の負の相互情報関数で表わしたモデルを構成し、計算機によるシミュレーションを行なった。

1. Uttley のモデルについて

1. 1 仮 説

他からの強化信号によって、シナプス変化はどのようになるだろうか。この問題に対し、Uttley は次のような二つの仮説をたてた。

1. シナプス変化は、そのシナプス前状態とニューロンの内部状態に依存している。
2. そのニューロンの内部状態は、興奮性・抑制性シナプスにかかわりなく、すべてのシナプス後状態に依存している。

上記の仮説のもとで、変化するシナプス伝導率をそのシナプス前状態とニューロンの内部状態との相互情報関数に対応した量で表わす。

1. 2 Uttley の学習モデル

時刻 t におけるシナプス $*$ のシナプス前状態を短期間 T_F 上での入力神経インパルス X^* の平均頻度で表わし、その値を次のような指数荷重関数 $F(X^*)_t$ で与えることにする。

$$F(X^*)_t = \frac{1}{T_F} \sum_{\tau=0}^{\infty} X_{t-\tau}^* \exp\left(-\frac{\tau}{T_F}\right) \quad (1.1)$$

ただし、時間はミリ秒単位で、 T_F は数ミリ秒の一定期間である。 $X_{t-\tau}^*$ は時刻 $t-\tau$ における入力神経インパルス X^* の値で、0 か 1 である。

シナプス * のシナプス後状態は、そのシナプス伝導率 γ^* とシナプス前状態 $F(X^*)$ とをかけあわせて得られる $\gamma^* F(X^*)$ で表わされる。

軸索からの出力インパルス Y は、ニューロンの内部状態 $F(Y)$ により決定される。このニューロンの内部状態は、すべてのシナプス後状態の総和にニューロンの背景活動度 b を加えたもので、時刻 t での値は次の式で与えられる。

$$F(Y)_t = b + \sum_* \gamma_{t-1}^* F(X^*)_t \quad (1 \cdot 2)$$

ここで、総和はニューロンに結合しているすべてのシナプスにわたる。

インパルス # の $F(\#)$ をさらに長期間 T_G 上で平均することにより、確率に対応した量 $G\{F(\#)\}$ を得る。時刻 t における $G\{F(\#)\}_t$ の値は、次のような (1・1) 式と同様な指数荷重関数により与えられる。

$$G\{F(\#)\}_t = \frac{1}{T_G} \sum_{\tau=0}^{\infty} F(\#)_{t-\tau} \exp\left[-\frac{\tau}{T_G}\right] \quad (1 \cdot 3)$$

ただし、 T_G は数分の一定期間で、 T_F よりはるかに大きい。

時刻 t における変化するシナプス伝導率 γ_t^v は次により与えられる。

$$\gamma_t^v = -k \log_2 \left(\frac{G\{F(X^v)F(Y)\}_t}{G\{F(X^v)\}_t G\{F(Y)\}_t} \right) \quad (1 \cdot 4)$$

ただし、 k は正の定数である。

各量の分布の概略と γ^v を生成するブロックダイアグラムを下図に示しておく。

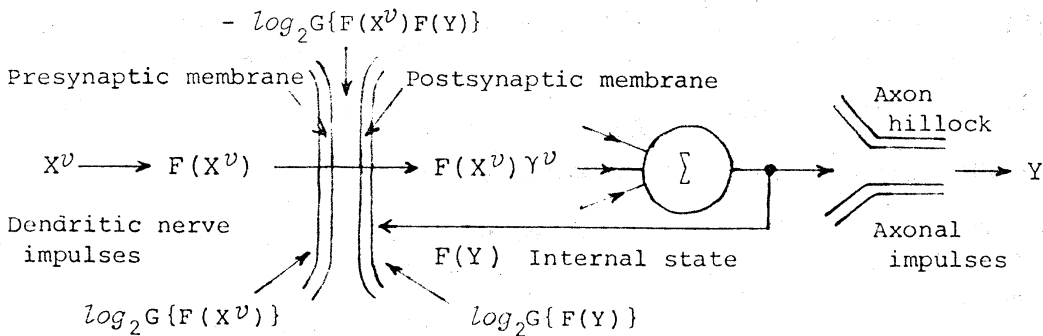
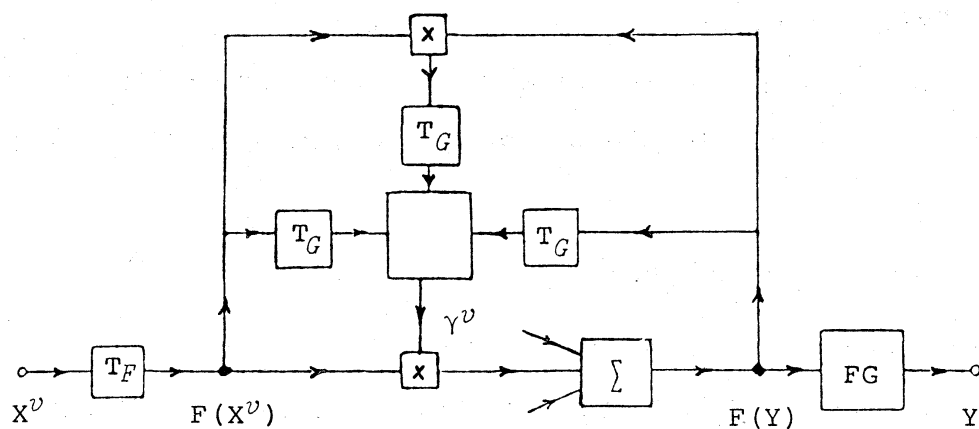


図1. 各量の分布

図2. γ^v を生成するブロックダイアグラム

1. 3 計算例 (二入力の場合)

右図のような、二つのシナプスが結合しているニューロンについて Uttley のモデルを考えてみよう。それらのシナプスの一つは、伝導率の変化する興奮性シナプス e で、他方は伝導率の固定された抑制性シナプス i である。変化するシナプス伝導率 γ^e を計算してみよう。

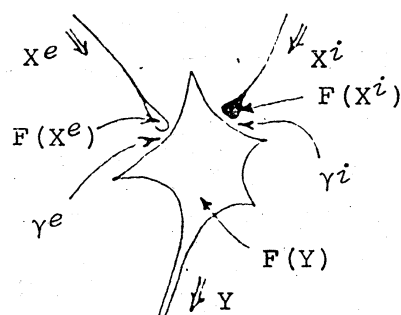


図3. ニューロンの例

計算速度を高めるために、平均関数 $F(X^*)$ と $G\{F(\#)\}$ はつぎのような近似式を用いて計算することにする。

$$F(X^*)_t = F(X^*)_{t-1} + \frac{1}{T_F} \{ X_t^* - F(X^*)_{t-1} \} \quad (1.5)$$

$$G\{F(\#)\}_t = G\{F(\#)\}_{t-1} + \frac{1}{T_G} [F(\#)_t - G\{F(\#)\}_{t-1}] \quad (1.6)$$

各定数と初期条件を次のように定める。時間はミリ秒単位に統一する。

定 数

$$b = 20(Hz)$$

$$T_F = 5(ms)$$

$$T_G = 100(s)$$

$$k = 32$$

$$\gamma^i = -0.1$$

初 期 条 件

$$F(X^e)_0 = 20(Hz)$$

$$F(X^i)_0 = 20(Hz)$$

$$G\{F(X^e)\}_0 = 0.02$$

$$G\{F(Y)\}_0 = 0.02$$

$$G\{F(X^e)F(Y)\}_0 = 0.0004$$

$$\gamma_0^e = 0$$

入力神経インパルス X^e と X^i はつぎのような値をとる.

$$X_t^e = \begin{cases} 1 & t = 25, 75, 125, \dots \text{ (ms)} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

$$X_t^i = \begin{cases} 1 & t = 25, 75, 125, \dots, 4975 \text{ (ms)} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

抑制性シナプス i への入力神経インパルス X^i が強化信号となっている. 5秒までの強化相において,

X^e と X^i は同じ値をとり, 5秒以後の非強化相では, X^i は常に0である.

以上のような準備により, 変化するシナプス伝導率 γ^e の1ミリ秒毎の値が逐次求まる. 例えば, 1ミリ秒後の γ_1^e は次のようにして得られる.

まず, $t=0$ のインパルスの値と初期条件から, (1・5)式により1ミリ秒後の各々のシナプス前状態

$F(X^e)_1$ と $F(X^i)_1$ とを計算する. それらと各シナプス伝導率 γ_0^e, γ_0^i とを (1・2)式に代入し

てニューロンの内部状態 $F(Y)_1$ を求める. 以上のようにして求められた $F(X^e)_1$ と $F(Y)_1$ とさらに,

それらの積 $F(X^e)_1 F(Y)_1$ とをそれぞれの G についての初期条件とともに (1・6)式に代入して,

$G\{F(X^e)\}_1$ と $G\{F(Y)\}_1$ と $G\{F(X^e)F(Y)\}_1$ を求める. 得られた3つの量を (1・4)式に代入して γ_1^e を求める.

この手続きを順次繰り返してゆくことにより, 時刻 t における γ_t^e が求まる. 計算結果を図4に示す.

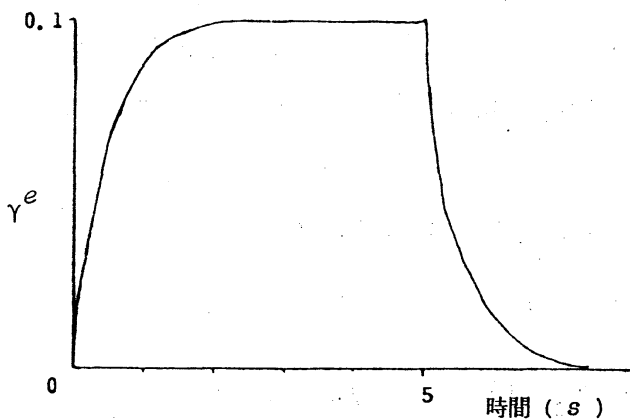


図4. γ^e の推移

強化相において γ^e は 0.0995

まで上昇する. 非強化相では, 強化相で

安定になるのに要した時間と同程度の時

間で 0 まで減少し安定となる.

1. 4 神経生理学実験との対応

U t t l e y は海馬におけるカ粒—籠細胞対にモデルを適用した. この細胞対は, フィードバック型の抑制性経路 ((2), p.95) で, 抑制性細胞は籠細胞である. 生理学実験における EPSP と pop spike はそれぞれ, シナプス後状態 $\gamma F(X)$ と内部状態 $F(Y)$ に比例している. 刺激による各量の変化を下図に示しておく.

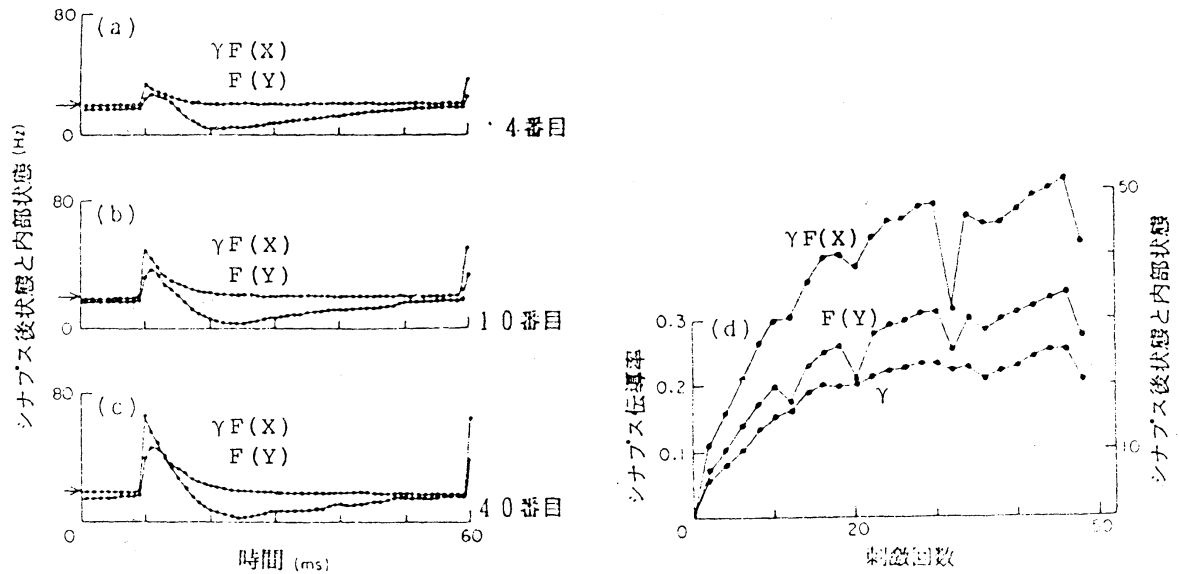


図5. シミュレートされたカ粒-籠細胞対の変化

- (a) 4番目の入力刺激 X に対するシナプス後状態と $\gamma F(X)$ 内部状態 $F(Y)$ の反応
 (b) 10番目の入力刺激 X に対するシナプス後状態と $\gamma F(X)$ 内部状態 $F(Y)$ の反応
 (c) 40番目の入力刺激 X に対するシナプス後状態と $\gamma F(X)$ 内部状態 $F(Y)$ の反応
 (d) 刺激回数に対するシナプス伝導率 γ と内部状態 $F(Y)$ シナプス後状態 $\gamma F(X)$ の変化

1.1. 確率点過程に基づく理論モデルについて

2. 1 確率点過程

時刻 t_0 から点を観測しはじめて、ある区間 $[s, t)$ ($s \geq t_0$) で生じた点の数を $N_{s,t}$ とし、それらの発生時刻を $W_1, W_2, W_3, \dots, W_{N_{s,t}}$ とする。ここで簡単のため、時刻 t までに観測された点の数 $N_{t_0,t}$ を N_t で表わす。すると $N_{s,t}$ は確率変数で、確率過程 $\{N_\sigma; \sigma \geq t_0\}$ が考えられる。それを確率点過程と呼ぶことにする。

確率点過程の標本関数密度 $p[\{N_\sigma; t \leq \sigma < t\}]$ は次のように定義される。

$$p[\{N_\sigma; t_0 \leq \sigma < t\}] = \begin{cases} \Pr[N_t = 0] & N_t = 0 \\ p_w(W, N_t = 0) & N_t = n \geq 1 \end{cases}$$

つまり、標本関数密度は、区間 $[t_0, t)$ で観測された点の数とそれらの発生時刻との同時確率密度である。

確率点過程 $\{N_t; t \geq t_0\}$ が次の条件を満たすならば、それは絶対連続パラメータ $\Lambda_t = \int_{t_0}^t \lambda_\sigma d\sigma$ をもつ非斉次ポアソン過程である。

a. $\Pr[N_{t_0} = 0] = 1$

b. P を $\{N_\sigma; t_0 \leq \sigma < t\}$ 上の任意の事象とする時、任意の $\varepsilon > 0$ に対しある

$\delta = \delta(t, \varepsilon) > 0$ が存在して、任意の $\delta' \in (0, \delta)$ について次が成り立つ.

$$\Pr[N_{t, t+\delta'} > 1 \mid P] \leq \varepsilon \Pr[N_{t, t+\delta'} = 1 \mid P]$$

c. 次のような極限が存在し、かつその極限值 λ_t が t のみの有限な可積分関数で、有限区間

$[s, t)$ $0 \leq s < t$ に対し、 $\int_s^t \lambda_\sigma d\sigma < \infty$ である.

$$\lim_{\delta \downarrow 0} \Pr[N_{t, t+\delta} = 1 \mid P] = \lambda_t$$

条件 c. における極限值 λ_t を非斉次ポアソン過程の強度関数という. λ_t が時間に無関係な定数であるとき、斉次ポアソン過程と呼ばれる.

以上のように定義されるポアソン過程の標本関数密度は次のようになる.

$$p[\{N_\sigma; t_0 \leq \sigma < t\}] = \exp \left[- \int_{t_0}^t \lambda_\sigma d\sigma + \int_{t_0}^t \ln \lambda_\sigma dN_\sigma \right] \quad (2.1)$$

ただし、右辺の最後の積分は counting integral と呼ばれ、次のような値を持つ.

$$\int_{t_0}^t \ln \lambda_\sigma dN_\sigma = \begin{cases} 0 & N_t = 0 \\ N_t \ln \lambda_{w_i} & N_t \geq 1 \end{cases} \quad (2.2)$$

非斉次ポアソン過程の強度は時間のみに依存している.

強度がそれまでに生じた点に依存しているような確率点過程は Self-exciting point process と呼ばれ次のように定義される.

$$a. \Pr[N_{t_0} = 0] = 1$$

b. P を $\{N_\sigma; t_0 \leq \sigma < t\}$ 上の任意の事象とする時、任意の $\varepsilon > 0$ に対しある

$\delta = \delta(t, \varepsilon) > 0$ が存在して、任意の $\delta' \in (0, \delta)$ について次が成り立つ.

$$\Pr[N_{t, t+\delta'} > 1 \mid P] \leq \varepsilon \Pr[N_{t, t+\delta'} = 1 \mid P]$$

c. $\{N_t; t \geq t_0\}$ のほとんどすべての実現に対し

$$\mu_t(0) = \lim_{\Delta t \downarrow 0} (\Delta t)^{-1} \Pr[N_{t, t+\Delta t} = 1 \mid N_t] \quad \text{for } N_t = 0$$

$$\mu_t(N_t; W_1, W_2, \dots, W_{N_t})$$

$$= \lim_{\Delta t \downarrow 0} (\Delta t)^{-1} \Pr[N_{t, t+\Delta t} = 1 \mid N_t; W_1, W_2, \dots, W_{N_t}] \quad \text{for } N_t \geq 1$$

なる極限が存在し、次のように定義される強度 λ_t は左連続で、 $E(\lambda_t) < \infty$ となる.

$$\lambda_t = \begin{cases} \mu_t(0) & t_0 \leq t \leq W_1 \\ \mu_t(N_t; W_1, W_2, \dots, W_{N_t}) & W_{N_t} < t \leq W_{N_t+1} \end{cases} \quad (2.3)$$

Self-exciting point process の強度 λ_t は時刻 t までに発生した点の数と発生時刻とによりランダム化されている。この確率点過程の標本関数密度は次のようになる。

$$p[\{N_\sigma; t_0 \leq \sigma < t\}] = \exp \left[- \int_{t_0}^t \lambda_\sigma d\sigma + \int_{t_0}^t \ln \lambda_\sigma dN_\sigma \right] \quad (2.4)$$

ただし、 λ_t は (2.3) 式で定義されたものである。

外部過程 $\{X_t; t \geq t_0\}$ を与えられた時の条件つき確率点過程が、強度関数 $\lambda_t(X_t)$ をもつポアソン過程ならば、この確率点過程を二重ポアソン過程という。

2. 2 理論モデル

確率点過程として次のような入出力点過程を考えることにする。

ある一定期間 T で観測された入力神経インパルスを時間に依存しない一定の強度 λ^X を持つ斉次ポアソン過程 $\{N_\sigma^X; (n-1)T \leq \sigma < nT\}$ ($n = 1, 2, 3, \dots$) とする。標本関数密度は次のようになる。

$$\begin{aligned} p[\{N_\sigma^X; (n-1)T \leq \sigma < nT\}] &= \exp \left[- \int_{(n-1)T}^{nT} \lambda^X d\sigma + \int_{(n-1)T}^{nT} \ln \lambda^X dN_\sigma^X \right] \\ &= \exp \left[- \lambda^X T + N_{(n-1)T, nT}^X \ln \lambda^X \right] \end{aligned} \quad (2.5)$$

区間 $[(n-1)T, nT]$ で観測された入力 $N_{(n-1)T, nT}^X$ により次のように決定される強度 $\lambda_{nT}^{Y|X}$ を持つ出力神経インパルスは、二重ポアソン過程 $\{N_\sigma^{Y|X}; nT \leq \sigma < (n+1)T\}$ である。

$$\lambda_{nT}^{Y|X} = b + \gamma_{(n-1)T}^X \frac{1}{T} \int_{(n-1)T}^{nT} dN_\sigma^X + \gamma^Z \lambda^Z \quad (2.6)$$

ここで、 b はニューロンの背景活動度で、 $\gamma_{(n-1)T}^X$ は時刻 $(n-1)T$ における入力のシナプス伝導率である。 λ^Z は入力 N^X とは別のシナプスへの入力 N^Z の一定な強度である。このシナプス伝導率 γ^Z も一定とする。

二重ポアソン過程の定義から、 $N_{(n-1)T, nT}^X$ が与えられたときの条件付き出力点過程 $\{N_\sigma^{Y|X}; nT \leq \sigma < (n+1)T\}$ は斉次ポアソン過程となり、次のような標本関数密度をもつ。

$$p[\{N_{\sigma}^{Y|X}; nT \leq \sigma < (n+1)T\}] = \exp \left\{ - \int_{nT}^{(n+1)T} \lambda_{nT}^{Y|X} d\sigma + \int_{nT}^{(n+1)T} \ln \lambda_{nT}^{Y|X} dN_{\sigma}^{Y|X} \right\} \quad (2 \cdot 7)$$

上式を $N_{(n-1)T, nT}^X$ について平均すれば, 出力点過程 $\{N_{\sigma}^Y; nT \leq \sigma < (n+1)T\}$ の標本関数密度が得られる.

$$p[\{N_{\sigma}^Y; nT \leq \sigma < (n+1)T\}] = E(p[\{N_{\sigma}^{Y|X}; nT \leq \sigma < (n+1)T\}]) \quad (2 \cdot 8)$$

入力 N^X のシナプス伝導率 γ^X を次のような負の相互情報関数に比例した量で定義する.

$$\gamma_{nT}^X = k \left(\ln p[\{N_{\sigma}^Y; (n-m)T \leq \sigma < (n+1)T\}] - \ln p[\{N_{\sigma}^{Y|X}; (n-m)T \leq \sigma < (n+1)T\}] \right) \quad (2 \cdot 9)$$

ただし, k と m は定数である.

図6に γ^X を生成するブロックダイアグラムを示しておく.

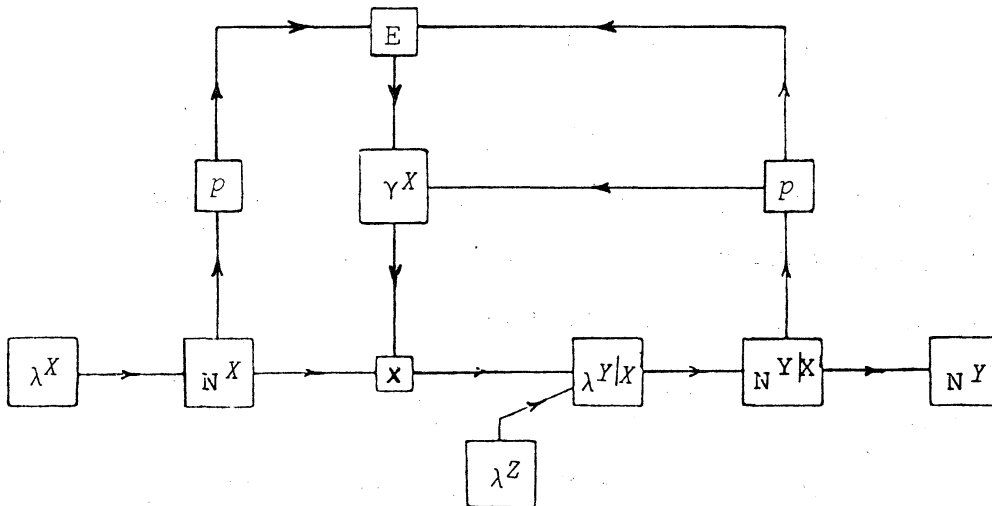


図6. γ^X を生成するブロックダイアグラム

2. 3 数値計算方法

強度 λ のインパルスを次のように発生させる。 W_i は i 番目のインパルスの発生時刻である。

$$W_i = W_1 + W_2 + \dots + W_j + \dots + W_i \quad (2 \cdot 10)$$

ただし、 W_j は次のような指数乱数である。

$$W_j = -\frac{1}{\lambda} \ln U_j$$

U_j は $(0, 1)$ の一様乱数である。

$Y_{(n-1)T}^X$ は得られているとして計算を開始する。

(2・10) 式に従って強度 λ^X のインパルスを発生させ、区間 $[(n-1)T, nT)$ でそれをカウントして

$N_{(n-1)T, nT}^X$ を求める。

(2・6) 式は次のようになる。

$$\lambda_{nT}^{Y|X} = b + \gamma^Z \lambda^Z + \frac{Y_{(n-1)T}^X}{T} N_{(n-1)T, nT}^X \quad (2 \cdot 11)$$

さきに求めた $N_{(n-1)T, nT}^X$ を (2・11) 式に代入して強度 $\lambda_{nT}^{Y|X}$ を求める。

斉次ポアソン過程 $\{N_\sigma^{Y|X}; nT \leq \sigma < (n+1)T\}$ の標本関数密度は (2・7) 式より次のようになる。

$$\begin{aligned} p[\{N_\sigma^{Y|X}; nT \leq \sigma < (n+1)T\}] \\ = \exp \left[-\lambda_{nT}^{Y|X} T + N_{nT, (n+1)T}^{Y|X} \ln \lambda_{nT}^{Y|X} \right] \end{aligned} \quad (2 \cdot 12)$$

$N_{nT, (n+1)T}^{Y|X}$ は、強度 $\lambda_{nT}^{Y|X}$ のインパルスを (2・10) 式により発生させて得られる。このように

して条件付き出力点過程の標本関数密度が求まる。

(2・12) 式を (2・8) 式に代入して、次のように変形する。

$$\begin{aligned} p[\{N_\sigma^Y; nT \leq \sigma < (n+1)T\}] \\ = E \left[\exp \left(-\lambda_{nT}^{Y|X} T + N_{nT, (n+1)T}^{Y|X} \ln \lambda_{nT}^{Y|X} \right) \right] \\ = E \left[\left(\lambda_{nT}^{Y|X} \right)^{N_{nT, (n+1)T}^{Y|X}} \exp \left(-\lambda_{nT}^{Y|X} T \right) \right] \\ = \sum_{i=0}^a \frac{(-1)^i T^i}{i!} E \left[\left(\lambda_{nT}^{Y|X} \right)^{N_{nT, (n+1)T}^{Y|X} + i} \right] \end{aligned} \quad (2 \cdot 13)$$

ただし、 a は定数である。 $N_{(n-1)T, nT}^X$ はポアソン分布に従うので、(2・13) 式の期待値が計算で

きる。出力点過程の標本関数密度を近似的に (2・13) 式によって計算する。

任意の i に対して, $\{N_{\sigma}^{Y|X}; iT \leq \sigma < (i+1)T\}$ はおのこの独立であるとする。

$\{N_{\sigma}^X; iT \leq \sigma < (i+1)T\}$ に対しても同様とすると, (2・9) 式は次のようになり, γ_{nT}^X が計算できる。

$$\gamma_{nT} = k \left\{ \sum_{i=n-m}^n \left(\ln p[\{N_{\sigma}^Y; iT \leq \sigma < (i+1)T\}] - \ln p[\{N_{\sigma}^{Y|X}; iT \leq \sigma < (i+1)T\}] \right) \right\} \quad (2 \cdot 14)$$

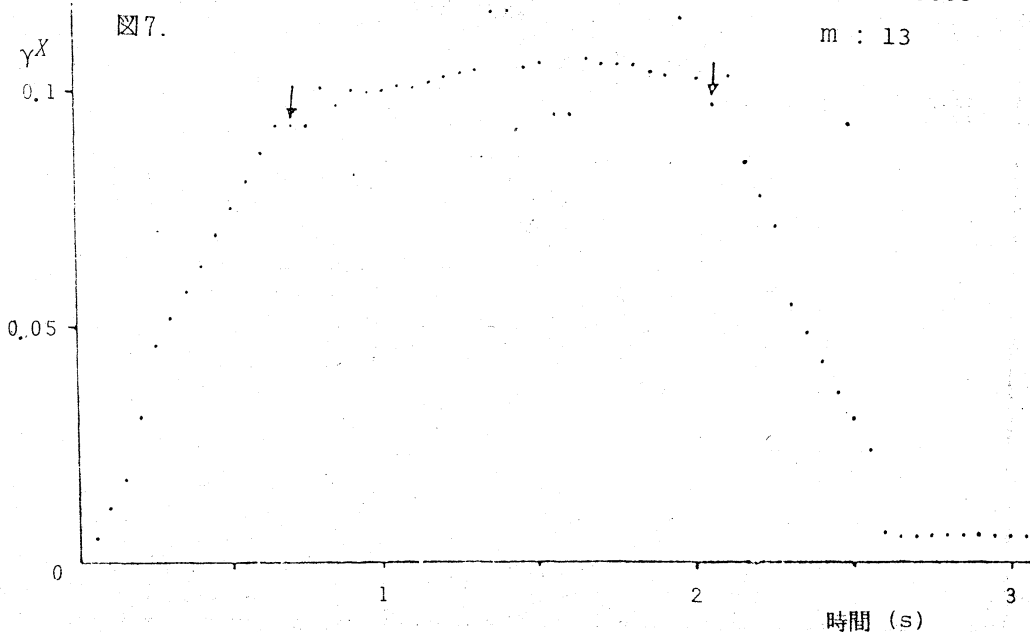
すなわち, 時間 mT までの過去にさかのぼった標本関数密度を使って γ_{nT}^X を求める。

2. 4 数値計算結果

初期条件 $\gamma_0^X = 0$ として計算機によるシミュレーション結果を次に示しておく。↓ までは標本関数密度の区間が T ずつ延長しており, ↓ 以降は T ずつ減少し最小区間は T とする。また (2・13) 式の a は 6 として計算した。

図7. のデータ

$T : 50$
 $\lambda^X : 0.5$
 $b + \gamma^Z \lambda^Z : 0.1$
 $k : 0.0008$
 $m : 13$



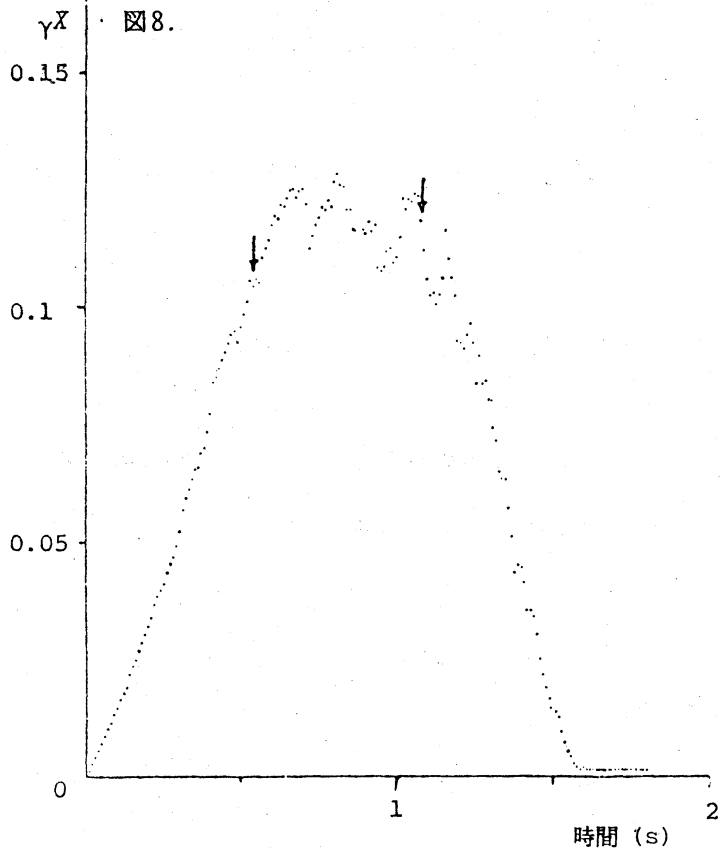


図8. のデータ

T : 10

 λ^X : 0.5 $b + \gamma^Z \lambda^Z$: 0.2

k : 0.01

m : 53

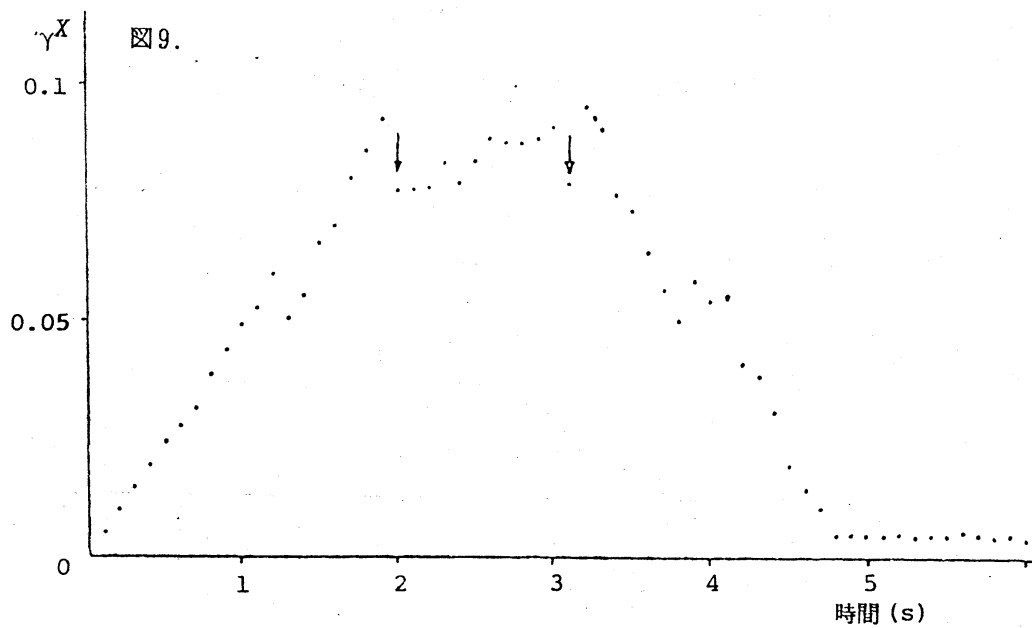
図9. のデータ

T : 100

 λ^X : 0.02 $b + \gamma^Z \lambda^Z$: 0.02

k : 0.036

m : 19



2.5 結 論

<a> Uttley のモデルにおける F と G は、我々のモデルでは λ と p に対応しているが、我々のモデルにおいてもシナプスの学習効果を表現できた。

 シナプス伝導率 γ の漸近値は、Uttley のモデルでは抑制性シナプスの伝導率の大きさに等しいが、我々のモデルでは m のみに依存しているように思われる。

<c> (2・11) 式における λ^Z を $N_{(n-1)T}^Z / T$ としてもシナプスの学習効果にほとんど影響は見られなかった。

<d> シナプスの学習効果を決定する m は、抑制性シナプスの効果により決まるものであると考えられ、これは興奮性シナプスの記憶期間を決定していると思われる。

III. 今後の問題点

<1> この論文では、1シナプスの学習について述べたが、記憶内容が脳内のいろいろな領域に関連することから多くの神経細胞のシナプスが同時に考慮される必要がある。それは多次元シナプスの学習となり、パターンを構成するであろう。このことは1つの記憶呼び出し（検索）にいくつかの方法が利用されることとも関連すると思われる。

<2> 上記<1>に関連し、多次元のパルス密度の取り扱いを考える必要がある。理論的には多次元点過程を考えてそれらの密度間の連立微分方程式を導くことになる。

<3> この論文では二重ポアソン過程を利用しているが、一般に二重ポアソン過程 $N^{Y|X}$ の N^Y は、Self exciting point process として表わされるので、すべての入力神経インパルス列を Self exciting point process として理論的に統一されると都合である。

<参考文献>

- (1) A. M. Uttley : Information Transmission in the
Nervous System
Academic press, 1979
- (2) J. C. Eccles : 脳—その構造と働き (大村 裕・小野 武年 訳)
共立全書, 1979
- (3) D. L. Snyder : Random point processes
A Wiley-Interscience Publication,
1975