

## 海馬 CA3 モデルによる概念構成要素の抽出 Extraction of Conceptual Elements by Hippocampal CA3 Model

佐村 俊和<sup>†</sup>  
Toshikazu SAMURA

服部 元信<sup>‡</sup>  
Motonobu HATTORI

石崎 俊<sup>†</sup>  
Shun ISHIZAKI

### 1. まえがき

海馬は記憶の座であり、外界の情報をそのニューラルネットワークに写像することで保持している。海馬は記憶の中でも日常的なエピソード記憶に関与しているが、海馬で構築された記憶は最終的に皮質に移行し概念や知識に相当する意味記憶につながると考えられている [1]。解剖学・生理学的に海馬を考えると海馬 CA3 領域が回帰側枝 (Recurrent Collateral: RC) を有していることから自己想起として機能していると考えられ、不完全な入力から欠落した部分を補完し完全なパターンを想起するパターン・コンプリーション (Pattern Completion: PC) として機能することが明らかにされている [2]。また、RC はスパイクタイミング依存性シナプス可塑性 (Spike-Timing Dependent synaptic Plasticity: STDP) によってその結合重みが増加することが明らかにされている [3]。Samura ら [4] は PC による補完過程において STDP が機能することで海馬内の記憶が修正される可能性があるとし、このような記憶の修正と概念形成との関連を示唆している。ここで、ある場所であるものを見たといった日常的なエピソードを想定し、ある概念 A を場所 X で記憶したとする。この場合、概念 A と場所 X に関する情報が同時に入力されることになり、概念 A を構成する情報と場所 X を構成する情報を混同し区別することができない。Samura ら [4] の考えによると、概念 A が場所 Y、場所 Z といった異なる場所で繰り返し入力されることによって場所 X を構成する情報と概念 A が区別されるとしている。

本研究では、場所 X において異なる概念 B、C などが入力されることによって概念 A に関する情報が場所 X を構成する情報と区別されることを計算機シミュレーションにより示す。これにより、PC と STDP による記憶修正においては、概念構成要素 (概念 A) が繰り返し入力されるだけでなく、概念構成要素と関連のある周辺情報 (場所 X) が繰り返し入力されることによって概念構成要素が抽出 (概念 A を構成する情報が区別) でき、それにより概念形成が促進されている可能性があることを示唆する。

### 2. 海馬における生理学知見

#### 2.1 パターン・コンプリーション (PC)

まず、脳内で外界の情報はそのニューラルネットワークの活動 (発火) パターンとして表現されている。想起とは記憶したときと同じパターンを再構成することを意味している。PC とは想起に関与する機能であり、ある入力によって生じた不完全なパターンから記憶した完全なパターンを想起することを可能にする。海馬 CA3 領域がこの PC に関与していることが明らかにされている [2]。同領域は出力をフィードバックする回帰

側枝 (Recurrent Collateral: RC) を有しており、これが自己想起として機能することによって PC が実現されている。

#### 2.2 スパイクタイミング依存性シナプス可塑性 (STDP)

記憶はニューロン間の結合 (シナプス) 重みが増加することによってネットワーク全体に分散して蓄えられている。STDP はあるニューロンへ入力するスパイクと、そのニューロンから出力されるスパイクをペアにした際に、そのスパイクタイミングの差によってシナプス重みを変化させる可塑性則である。CA3 領域の RC においても観察されている [3]。STDP は抑制性細胞の影響により非対称、対称の2つのプロフィールに変化することが明らかにされている [5]。記憶における両プロフィールの役割を考察してみると、非対称プロフィール (図 1(a)) では発火の時間差をシナプス重みに反映させることができるため時間情報の記憶 (相互想起) に適していると考えられる。逆に対称プロフィール (図 1(b)) では同時発火性をシナプス重みに反映させるため空間情報の記憶 (自己想起) に適していると考えられる。海馬 CA3 領域の PC 機能を考慮すると、RC では対称プロフィール STDP によってシナプス重みが増加していると考えられる。

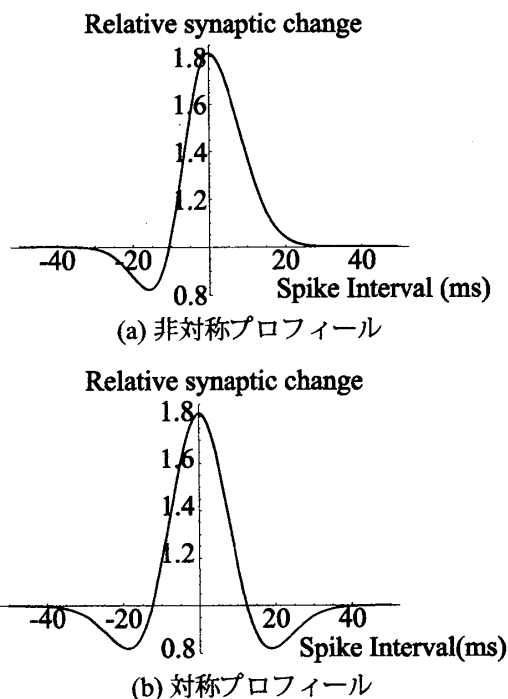


図 1: 2 種類の STDP プロフィール (横軸: スパイクタイミングの差、縦軸: シナプス重みの変化率)。

<sup>†</sup>慶應義塾大学大学院 政策・メディア研究科  
<sup>‡</sup>山梨大学大学院 医学工学総合研究部

### 3. PCとSTDPによる記憶修正

人のエピソード記憶では日常的なエピソードの中の常に変化する要素を忘れやすい。例えば、通勤路でたまたま出会った人のことを数日は覚えているが1週間後には忘れてしまう。つまり、海馬は日常的なエピソードの変化しない部分(例:建物)を重要な要素として記憶し、変化する部分(例:通行人)は不必要な要素として徐々に忘却してしまうと考えられる。そのため、このように記憶を修正する機能が海馬に存在する可能性がある。Samuraら[4]は変化する部分とは常に入力されるわけではなく、PCによって補完される確率が高いとした。海馬CA3では、不完全なパターンが入力されると、不完全な入力により生じたニューロンの発火が欠けた部分のニューロンに伝達し、それらを発火させることで完全なパターンの想起が可能となる。このとき、一方の発火によってもう一方が発火することから両者の間には発火タイミングの差が生じることになる。対称プロフィールSTDPではこのタイミング差によって両者の間の結合が弱められる。その結果、常に欠落する部分(日常的なエピソードの常に変化する部分)は最終的に補完されなくなる。Samuraら[4]は海馬においてこのように記憶が修正されることを示唆した。また、このとき入力部分と欠落部分とが異なる概念に対応しているなら両者の結合が弱まることで2つを正しく分離でき概念形成に関与するとした。

### 4. 提案海馬CA3モデル

#### 4.1 スパイキングニューロンモデル

本研究で提案する海馬CA3モデルは本節で説明するスパイクを考慮可能なニューロンモデルによって構成する。このニューロンモデルは入力スパイクによって生じた興奮性シナプス後電位(Excitatory Postsynaptic Potential: EPSP)の総和が閾値を超えることによって発火する。スパイク到着から時刻 $r$ 経過したときのEPSPは次式で計算される。

$$\varepsilon(r) = R_e \frac{r}{r_e} \exp\left(-\frac{r}{r_e}\right) \quad (1)$$

$r_e$ はEPSPが生じて最大になるまでの時間を表し、 $R_e$ はEPSPの最大値が1になるようにする定数である。

ニューロン $i$ の時刻 $t$ における膜電位 $h_i^{\text{mem}}(t)$ はEPSPの総和 $h_i(t)$ と不応期 $h_i^{\text{ref}}(t)$ より求められる。

$$h_i^{\text{mem}}(t) = h_i(t) + h_i^{\text{ref}}(t - t_i^{\text{last}}) \quad (2)$$

$h_i(t)$ はニューロン $i$ に入力する全てのニューロンからのスパイクによって生じたEPSPの総和である。また、 $t_i^{\text{last}}$ はニューロン $i$ の最終発火時刻を表す。膜電位が閾値 $\theta$ を越えるとニューロンは発火(1を出力)し膜電位は0にリセットされる。ニューロン $i$ の不応期は以下の式に従い計算される。

$$h_i^{\text{ref}}(t) = \begin{cases} -\infty & \text{for } t \leq \delta^{\text{abs}} \\ -R_{\text{ref}} \exp\left(-\frac{t - \delta^{\text{abs}}}{r_{\text{ref}}}\right) & \text{for } t > \delta^{\text{abs}} \end{cases} \quad (3)$$

$t$ は最終発火時刻からの経過時刻を表し、 $r_{\text{ref}}$ は抑制が0に収束するまでの時定数を表す。また、 $R_{\text{ref}}$ は抑制の

大きさを表す。発火後の短い期間 $\delta^{\text{abs}}$ 、ニューロンは絶対不応期により発火できない。その後、抑制が0に収束するまでの期間は相対不応期として発火しにくい。

#### 4.2 STDP

提案する海馬CA3モデルの各シナプス重みは対称プロフィールSTDPによって変更される。ここで、ニューロン $j$ からニューロン $i$ への結合を考えると、そのシナプス重みの更新に利用されるスパイクタイミングの差は以下の式によって計算される。

$$\Delta t_{ij} = (T_i - T_j) \quad (4)$$

$T_i$ と $T_j$ はそれぞれニューロン $i, j$ の発火時刻を表す。本研究ではニューロン $i$ の発火時刻を基準とし、それ以前に生じたニューロン $j$ の発火で最新のスパイクと、それ以降に起きた全てのスパイクをペアにするものとする。各ペア毎にスパイクタイミングの差を計算し以下の式にしたがってシナプス重みの更新を行う。

$$\Delta w_{ij} = \left(1 - 0.65(0.1(\Delta t_{ij} - 4.5))^2\right) \times e^{-(0.1(\Delta t_{ij} - 4.5))^2/2} \quad (5)$$

$$w_{ij}(t + \Delta t) = m_i (M_{\text{max}} \Delta w_{ij} + w_{ij}(t)) \quad (6)$$

ここで、 $M_{\text{max}}$ は一回の更新における最大の変化量を表す。

$$m_i = \frac{C}{\sum_j^N (M_{\text{max}} \Delta w_{ij} + w_{ij}(t))} \quad (7)$$

$N$ はネットワーク内のニューロン数を表し、 $C$ は正規化定数を表す。ここで係数 $m_i$ によりニューロン $i$ へのシナプス重みの総和は一定に保たれる。シナプス $w_{ij}$ が0以下になった場合には0に設定する。

#### 4.3 モデル構造

図2に示す提案海馬CA3モデルは $N$ 個のスパイクングニューロンモデルで構成される。解剖学知見に基づき各ニューロンは外部からの入力とその他のCA3ニューロンからのフィードバックを入力として受ける。これ

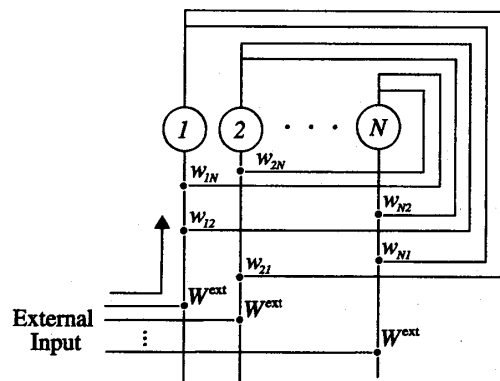


図2: 提案海馬CA3モデルの構造。

ら2つの入力によって生じるニューロン*i*の時刻*t*におけるEPSPの総和は次式によって得られる。

$$h_i(t) = W^{\text{ext}} \sum_{t_i^{\text{ext}}} \varepsilon(t - t_i^{\text{ext}} - \Delta_{\text{axon}}) + \sum_j^N \sum_{t_j^{\text{ca3}}} w_{ij} (t_j^{\text{ca3}} + \Delta_{\text{axon}}) \times \varepsilon(t - t_j^{\text{ca3}} - \Delta_{\text{axon}}) \quad (8)$$

$W^{\text{ext}}$ は外部入力へのシナプス重みを表し、 $\Delta_{\text{axon}}$ は伝達遅延を表す。 $t_i^{\text{ext}}$ と $t_j^{\text{ca3}}$ はそれぞれ外部入力とニューロン*j*の発火時刻を表す。 $w_{ij} (t_j^{\text{ca3}} + \Delta_{\text{axon}})$ はニューロン*j*の時刻 $t_j^{\text{ca3}}$ のスパイクが伝達遅延 $\Delta_{\text{axon}}$ かけてニューロン*i*に到達したときのRCの重みを表す。各RCのシナプス重み $w_{ij}$ は次式によって初期化され、 $i = j$ の場合を除き全てのRCがSTDPによってそのシナプス重みを更新されるものとする。

$$w_{ij}(0) = \begin{cases} 0 & i = j \\ \frac{C}{(N-1)} & i \neq j \end{cases} \quad (9)$$

提案モデルではニューロンへの抑制を省略している。そこで、ニューロンへのシナプス重みの総和を一定に保ち(式(7)),興奮性ループとなる自己回帰は無いものとしてニューロンの発火を調整している。

## 5. 計算機シミュレーション

### 5.1 シミュレーション条件

本節では提案海馬CA3モデルにより、PCとSTDPによる記憶修正においては概念構成要素が繰り返し入力されるだけでなく、概念構成要素と関連のある周辺情報が繰り返し入力されることによっても概念構成要素が抽出される過程を示す。

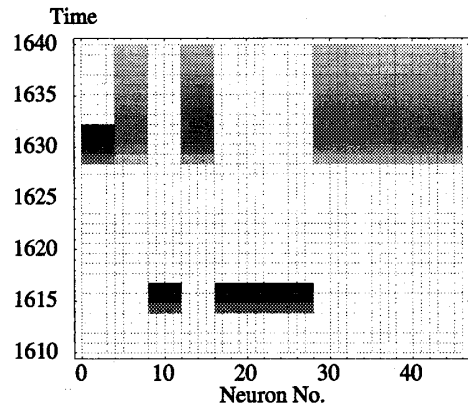
まず、本シミュレーションではパラメータを以下の通りに設定した。 $r_e = 4.0$ ,  $R_e = 2.7$ ,  $\Delta t = 1$ ,  $\delta^{\text{abs}} = 3$ ,  $R_{\text{ref}} = 30.0$ ,  $\theta = 0.85$ ,  $W^{\text{ext}} = 1.0$ ,  $r_{\text{ref}} = 15.0$ ,  $M_{\text{max}} = 0.015$ ,  $C = 1.5$ ,  $N = 46$ ,  $\Delta_{\text{axon}} = 12$ .

ここでは、46個のニューロンにより概念A~Dと場所Xが表現される。概念AはニューロンNo. 1~4, 概念BはニューロンNo. 5~8, 概念CはニューロンNo. 9~12, 概念DはニューロンNo. 13~16, 場所XはニューロンNo. 17~28の発火によって表現されるものとする。

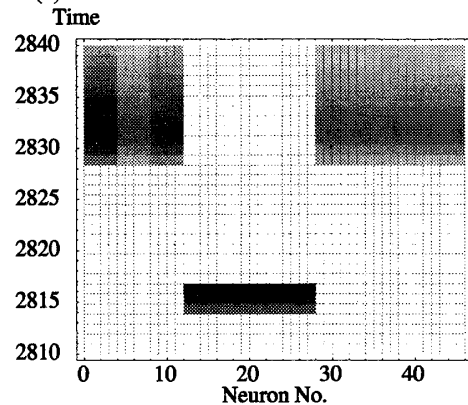
また各概念が場所Xで提示されるとし、概念A+場所Xのニューロン発火をパターンAと呼ぶ。同様に、概念B~D+場所XをそれぞれパターンB, C, Dと呼ぶものとする。本シミュレーションではパターンは200単位時間ごとに入力されるものとする。

まず、パターンAを8回入力し概念Aと場所Xを関連あるものとして記憶する。次に200単位時間ごとにパターンB, C, Dからランダムに1つを選択して入力することを8回繰り返す。このランダムな入力により場所Xの情報が概念Aとは別に繰り返し入力されることによって、概念Aの構成要素が抽出されることを確認する。ここで抽出とは概念に対応するニューロン同士のシナプス結合が強化され、他の概念に対応する

ニューロンとの結合が弱まり区別されることと定義する。同時に、繰り返し入力される場所Xの構成要素が抽出されることも確認する。



(a) ランダム入力1回目における出力



(b) ランダム入力7回目における出力

図3: 提案海馬CA3モデルの出力(黒マスは発火, グレースケールは膜電位を表す)。

### 5.2 シミュレーション結果・考察

図3に提案モデルの出力を示す。図3(a)ではパターンA入力直後にランダム入力としてパターンC(No. 9~12)が入力されたときの出力を示す。概念Cと場所Xに関する入力であるが、場所Xニューロン(No. 17~28)の発火が概念Aニューロン(No. 1~4)に伝達されることによってタイミングがずれて1630単位時間付近で補完されていることがわかる。一方、7回目のランダム入力としてパターンDが入力されたときの出力である図3(b)では、図3(a)同様に場所Xの情報が入力されているにも拘わらず概念Aニューロンの発火が生じていない。

次に、図4に提案モデルのシナプス重みの変遷を示す。初期シナプス重み(図4(a))とパターンAを入力した後のシナプス重み(図4(b))を比較すると概念Aと場所Xに対応するニューロン(No. 1~4, 17~28)同士の結合が強化されている。つまり、初めにパターンAを繰り返し入力したことにより概念Aと場所Xに対応するニューロン間の結合が強化され、概念Aと場所Xがまとめて記憶されたことを意味している。5回目のランダム入力がされたときのシナプス重み(図4(c))で

は、概念 A ニューロンから場所 X ニューロンへの結合が弱体化され場所 X の構成要素が抽出されていることがわかる。逆に、場所 X ニューロンから概念 A ニューロンへの結合も弱体化され概念 A の構成要素も抽出されつつある。最終的なシナプス重み (図 4(d)) を見ると場所 X ニューロンから概念 A ニューロンへの結合がさらに弱体化されている。概念 A ニューロンが場所 X ニューロンによって補完されなくなったこと (図 3(b)) も踏まえ、同じ概念に対応するニューロン同士の結合が強まり、他の概念に対応するニューロンへの結合が弱まっており、概念 A、場所 X の構成要素の抽出が確認された。

6. まとめ

本研究では PC と STDP による記憶修正においては、概念構成要素が繰り返し入力されるだけでなく、概念構成要素と関連のある周辺情報が繰り返し入力されることによっても概念構成要素が抽出されることを計算機シミュレーションにより示した。

これにより、繰り返し入力される機会が少ない情報についてもそれに関連する周辺情報が繰り返し入力されることで概念構成要素の抽出が行われ概念形成が促進される可能性がある。逆に、獲得したい概念の構成要素を多くの周辺情報とともに記憶することで、その概念の周辺情報が繰り返し入力される確率を上げることができ、概念形成を促進させることも示唆できる。

謝辞 本研究は慶應義塾大学大学院高度化推進研究費の補助を受けて行われた。

参考文献

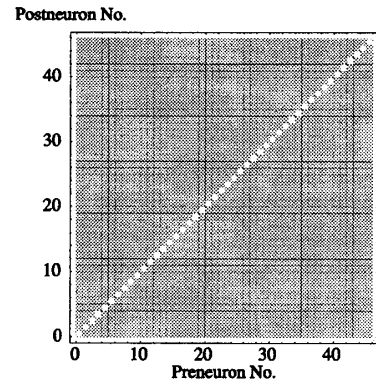
[1] Howard Eichenbaum: How Does the Hippocampus Contribute to memory?, *TRENDS in Cognitive Sciences*, 7, 10, pp.427-429, (2003).

[2] Kazu Nakazawa, Michael C. Quirk, Raymond A. Chittwood, Masahiko Watanabe, Mark F. Yeckel, Linus D. Sun, Akira Kato, Candice A. Carr, Daniel Johnston, Matthew A. Wilson, Susumu Tonegawa: Requirement for Hippocampal CA3 NMDA Receptors in Associative Memory Recall, *Science*, 297, 12, pp.211-218, (2002).

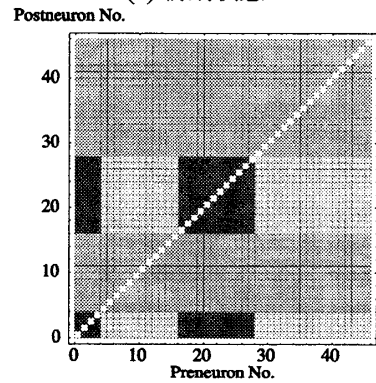
[3] Dominique Debanne, Beat H. Gähwiler, Scott M. Thompson: Long-term synaptic plasticity between pairs of individual CA3 pyramidal cells in rat hippocampal slice cultures, *Journal of Physiology*, 507, pp.237-347, (1998).

[4] Toshikazu Samura, Motonobu Hattori: Hippocampal Memory Modification Induced by Pattern Completion and Spike-Timing Dependent Synaptic Plasticity, *International Journal of Neural Systems*, 15, Nos.1 & 2, pp.13-22, (2005).

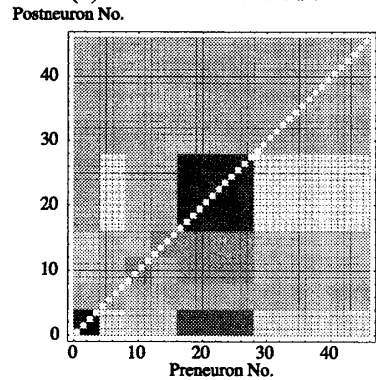
[5] Minoru Tsukada, Takeshi Aihara, Yuki Kobayashi, Hideaki Shimazaki: Spatial Analysis of Spike-Timing-Dependent LTP and LTD in the CA1 Area of Hippocampal Slices Using Optical Imaging, *Hippocampus*, 15, 1, pp.104-109, (2005).



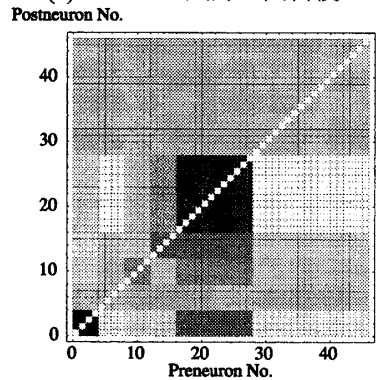
(a) 初期状態



(b) パターン A 入力後



(c) ランダム入力 5 回目後



(d) ランダム入力 8 回目後

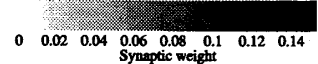


図 4: シナプス重みの変遷 (グレースケールはシナプス重みを表す)。