

論文の内容の要旨

Synaptic Dynamics and Learning:

How biological mechanisms of plasticity provide efficient learning schemes for neural computation

(シナプスのダイナミクスと学習：いかにして可塑性の生物学的メカニズムは、神経情報処理を可能とする効率的な学習則を実現するか。)

平谷 直輝

平成 27 年 12 月

学習能力はほ乳類の脳の最も鍵となる能力である。動物の学習は一般に、脳細胞間のシナプスに変化が生じることにより実装されていると考えられている。過去二十数年の実験的研究はそのシナプス変化を司る法則およびその拘束条件を近似的にはあるが、明らかにしてきた。それに対応して、多くの理論的研究もまたシナプスの可塑性に対して行われてきた。しかしながら、その中の多くの研究は、シナプス可塑性の力学的性質のみを対象としており、学習におけるその機能的役割について洞察を十分に提供していない。また、それらの研究は多くの場合、シナプスのダイナミクスを解析する理論的および計算量的な困難さのために、一つのシナプス、または一つのニューロンを対象としており、神経回路でのシナプス可塑性については依然十分な知見が得られていない。一方で、機械学習の見地からも多くの理論的研究が行われてきたが、それらの研究は多くの場合、生物学的な拘束条件への考察が十分でなく、特に、機能的神経回路が教師信号あるいは明示的に定義された目的関数なしに、いかにして自己組織化的に現れるのかは依然未知である。

そこで、この論文はそれら二つの理論研究をつなぐための一連の考察を試みた。論文は上で提示された疑問に関連する四つの研究からなっている。一つ一つの研究では、複雑な神経可塑性のメカニズムのうち、一つまたは二つを取り出して、シナプスダイナミクスの見地からの研究と、情報論的あるいは機械学習的な見地からの考察とを試みることで、生物学的な神経可塑性メカニズムを扱いつつ、かつ機能的な議論を展開

した。以下考察対象の空間スケールの順に、四つの研究について簡単な要旨をまとめる。

まず、第一の研究では、一つのシナプス、あるいはそのシナプスが複数個集まって構成された樹状突起上のホットスポットを対象とし、いかにしてシナプスの可塑性が、樹状突起上で隣接したシナプス群の活動に影響されるかを考察した。特にここでは、最近発見されたスパイクのタイミングに依存するヘテロ的シナプス可塑性の機能的役割について研究を行った。その結果、まず、以前提案されていたカルシウム・ダイナミクスを考慮したシナプス可塑性モデルに、シナプス間の相互作用の項を加えることで、スパイクタイミングに依存するヘテロ的シナプス可塑性についての様々な実験成果がよく再現できることを発見した。さらに、導出された学習により、相関のある興奮性・抑制性の入力による学習を行った場合、興奮性と抑制性とのバランス状態が樹状突起上で実現できることが分かった。また、視覚野の両眼から入力を受けているニューロンにおける、両眼からの入力への特性の一致が、眼球優位性の発達と同様に、抑制性ニューロンの発達によって、理論上説明できることを示した。

次の研究では、考察の対象は依然一つのシナプスであるが、長い時間スケールでの振る舞いを研究した。数時間から数日の時間スケールにおいては、シナプス後ニューロンのスパインが除去されたり、新たに生成されることが優位に起こることが知られている。とくにスパインの除去・生成は学習と関連していることが近年実験的研究から示唆されており、このスパイン自体のダイナミクスも、スパイン上でのシナプス可塑性と並んで、学習に重要な役割を持つと考えられる。そこで、ここでは、スパインの生成除去が、どのようにしてシナプス可塑性と協調的に学習をおよび情報処理を担うのかを考察した。その結果、レイヤー間の結合がスパースなフィードフォワード型のネットワークで推定を行う場合に、シナプス結合の有無で情報を表現した方が、ランダムに結合されたスパイン上においてシナプス重みで情報表現を行うよりも、より正確な推定が行えることが明らかになった。また、前者の場合、信号の変動性をうまく抑えることができるため、正確な推定が可能となることを解析的に示した。さらに、従来提案されていたカットオフ型の結合可塑性と比較した場合、ヘップ型の結合可塑性の方がより、入力ニューロン群における多様性に対してロバストな推定が可能になることが分かった。また、結合がスパースでない場合でも、結合構造によって時間的に変動しない成分を捉えることで、より安定した学習が可能となることが示された。

三番目の研究では、対象を一つのニューロンから神経回路へと移した。実際の脳内の神経回路は非常に複雑に構成されているが、いくつかの基本的なモチーフが存在することが知られている。フィードバック型の神経回路はその典型的なモチーフの一つであり、嗅覚野や内嗅皮質などで観察されている。ここでは、フィードバック型の神経回路においてスパイクタイミング依存型のシナプス可塑性がどのような学習則をもたらすかを調べた。特に、フィードバック型神経回路でのスパイク相関の伝播が、どのようにスパイクタイミング依存型のシナプス可塑性に影響を与えるかを考察した。その結果、まずスパイク相関の伝播によって、神経回路は、強い信号群だけでなく、弱い信号も同時に検出できることが示された。また、この弱い信号の学習にはフィードバック型の回路を通じた膜電位の過電位が重要であることが分かった。さらに、ランダムノイズの存在下においては、スパイク相関は正確であればあるほど相関依存の学習が促進されるが、クロストークノイズの存在下では、スパイク相関がある一定の幅を持っていた方が学習に有利であることが明らかになった。また、フィードバック型の神経回路では、スパイクタイミング依存型のシナプス可塑性は、ベイズ的な独立成分分析を近似することが示された。特に、膜電位のダイナミクスが隠れ変数の対数尤度を近似的に表現することが分かった。

四番目の研究では、リカレントな神経回路を考察した。リカレントな神経回路におけるシナプス可塑性については既に多くの研究が存在するが、その多くは単に入力依存型の学習を扱っており、一度学習された記憶の痕跡が自発発火活動中に、どのように保持され、また、どのように加工されるのかについては依然明らかでない。そこで、単純な神経回路モデルを用いて、記憶痕跡を表現するセルアセンブリがどのように選択的に保持され、または他のアセンブリと合一されるのかを研究した。特に、短期可塑性がどのように神経回路のダイナミクスを調整し、長期可塑性による学習結果にどのように影響を与えるかを調べた。その結果、げっ歯類の海馬において観測されているセルアセンブリ間の遷移ダイナミクスが、セルアセンブリの保持に不可欠である可能性が示された。さらに、セルアセンブリ間の遷移ダイナミクスを利用した記憶痕跡の保持を行うためには、前シナプスにおける放出確率がゼロでない小さな値であることが重要であることが分かった。その上、選択的な記憶の保持および合一は、自発発火活動中のセルアセンブリの動的な変遷によって担われていることが示唆された。また、この記憶の保持

および合一は、記憶生成時のセルアセンブリ間の結合様相に対して、確率的な依存を示すことが示唆された。

これらの研究は、全て理論的な研究であり、直接的に生物学的な知見を更新するものではないが、一方で一連の研究は、様々な既知の現象について新たな解釈を提供し、また、多数の実験的に検証可能な仮説を提唱した。例えば、ヘテロ的シナプス可塑性の研究では、抑制性シナプスから興奮性シナプスへのヘテロ的効果により、抑制性シナプスへの入力と相関のある興奮性入力が入力に励起されることが示唆された。その結果、樹状突起上のホットスポットにおいて、興奮性入力同士だけでなく、抑制性入力も興奮性入力の平均的な活動と正の相関をもつであろうとの予測が得られた。また、フィードバック型回路の研究では、低次視覚野ではスパイク相関が鋭く、高次視覚野では相関に幅があるという現象に対して、低次野と高次野とでは対処しなければならない主なノイズの原因が異なるため、そのノイズに対して最適に対処するためにスパイク相関が異なるのではないか、という解釈を与えた。また、この解釈は、聴覚系システムにおいても、低次の神経回路と高次の回路とでは、スパイク相関が異なるであろうという予測をもたらす。

したがって、一連の研究は有意な進展を神経科学に対して、特にシナプス可塑性と学習についての研究に対して与えたと考えられる。