ハンドリガードの学習におけるセルアセンブリ形成メカニズム Mechanism of Cell Assembly Formation in Learning of Hand Regard

> 本間 高弘^{*1} Takahiro Homma

*1 電気通信大学 The University of Electro-Communications

It is known that inhibitory connections play an important role in the formation of cell assemblies that retain memory traces. In a previous study simulating hand regard behavior, the cell assembly was self-organized. However, it was not clear what kind of mechanism formed inhibitory connections. In this paper, we investigated the relationship between hand movement and weight changes in order to elucidate the mechanism by which inhibitory connections are formed. As a result, it was found that the repetition of the reciprocating movement across the field of view, which is performed in the learning process of hand regard, leads to the reduction of the weights, resulting in inhibitory connections.

1. はじめに

ヒトや動物は、日々学習し、学習で獲得した新しい情報を記 憶する。記憶に対応した脳内の変化を記憶痕跡と呼ぶ。記憶痕 跡を保持する特定のニューロンの集団がセルアセンブリである。 セルアセンブリを構成するニューロン同士は、強いシナプス結 合で結ばれている [Hebb 1949]。記憶痕跡の研究は、観察、機 能喪失、機能獲得の3つのアプローチで行われた [Tonegawa 2015]。現在記憶痕跡は、マルチニューロン記録解析法、光遺 伝子学、ライブイメージングなどの手法で調査されているが、ど の方法も一長一短がある [Sakurai 2018]。

セルアセンブリの形成および分離は、学習中の抑制によって 可能になる。セルアセンブリの活性を維持するためには、ニュ ーラルネットワークにおける興奮と抑制のバランスが必要となる [Buzsáki 2010, Hennequin 2017]。セルアセンブリの形成に関し て、シミュレーションを用いた研究も行われている。セルアセン ブリ形成における抑制の重要性を考慮し、モデルには抑制性 介在ニューロンがあらかじめ組み込まれた [Tomasello 2017, Lansner 2009]。

セルアセンブリの自己組織化は、新生児のハンドリガードをシ ミュレーションする過程においても実現した [Homma 2018]。ハ ンドリガードは生後3か月頃までの脳が急速に発達する過程で 発生し、脳のどの部位でハンドリガードの学習が行われている か不明であるため、あらかじめ抑制性の結合を組み込むことなく、 ニューラルネットワークの初期の結合荷重を、-0.1 から 0.1 の範 囲でランダムに発生させた。ハンドリガードの学習は、手を視野 の中心に移動させる手続き学習であり、学習は時間発展を伴う ことから、実時間リカレント学習(RTRL)法 [Williams 1989]を用 いて行われた。RTRL 法では、入力データと教師データのセット をあらかじめ用意する必要があるが、学習の過程で運動に伴う 手の位置は動的に変化し、これらのデータをあらかじめ準備す ることはできない。そのため、手の位置と視野の中心の距離から 運動指令誤差を推定し [Kawato 1987]、その誤差を極小化する 学習則となるよう RTRL 法のアルゴリズムが改良された。RTRL 法は、ネットワークレベルで誤差を極小化するように結合荷重を 更新するが、その結合荷重の変化を実現するために、シナプス

レベルでどのようなシナプス可塑性(Hebb 則、STDP 則等)を採 用すべきか問わない。

RTRL 法によりトレーニングを実施すると、結合荷重の初期値 を 0 に近いランダムな値に設定したにもかかわらず、時間の経 過とともに結合荷重が減少し、隠れ層の結合荷重が抑制性の 結合となった。その後、隠れ層のいくつかのユニット間が強いシ ナプス結合で結ばれたセルアセンブリが形成された(soft winner-take-all)。この計算結果から、手と視野の位置から推定 される運動指令誤差の極小解として、セルアセンブリの形成が 含まれるということがわかる。

ー度、抑制性の結合が生じれば、soft winner-take-all の原理 からセルアセンブリが形成されるが、そもそもどのようなメカニズ ムで抑制性の結合が発生するのか、わからなかった。本稿では、 運動による手の位置の変化と結合荷重の変化を比較することに より、手を視野の中に入れるために視野の近辺を行ったり来たり させて調整すること、つまり、手を視野に入れるための試行錯誤 が、結合荷重の減少につながり、結果として抑制性の結合が生 じることを示す。また4章で今後の展望についても言及する。

2. 方法

2.1 先行研究で検討された学習モデル

先行研究において、セルアセンブリを自己組織化するハンドリ ガードの学習モデルを以下のように構築した [Homma 2018]。図 1 のような 2 次元平面で、計算を簡略化するために、新生児の 左手(黄色)、右手(黄緑色)、他者(青)を1マスで表現し、これ らは、水色、赤色、オレンジ色の領域を移動できるとする。水色 の領域の横幅は両手を広げた長さとし、水色の領域の端まで手 が移動できる。赤色の領域は新生児の視野を表し、オレンジの 領域は視野の中心を表す。



図1 新生児の両手とその可動範囲及び視野のモデル

連絡先:本間高弘,電気通信大学産学官連携センター,東京 都調布市調布ヶ丘1-5-1, takahiro.homma@uec.ac.jp

図 2 はハンドリガード学習のブロック図である。ネットワークは、 入力層、隠れ層、出力層の 3 層からなる。隠れ層は入力層から、 視覚、固有感覚、随伴発射の入力データを受け取り、それらを 統合し、出力層に出力する。出力層の出力により手の運動が制 御される。このモデルでは、自己(両手)と他者を区別するため に、遠心性コピー(手の運動に関する運動指令、つまり、出力層 の出力)を随伴発射(予測される運動結果、感覚フィードバック) に変換する簡易的なフォワードモデルが導入された。手を視野 に移動させることによって発生する視覚、手の運動に伴う固有 感覚、随伴発射が次の時間ステップで入力層に入力される。

Visual input, proprioceptive input



図2 ハンドリガード学習のブロック図

自分の手以外ほとんど見るものが周囲にない環境で育てられた 乳児のvisual attention(乳児の目が半分以上開いていて視線の 方向が 30 秒以内に移動している状態)の観察結果 [White 1966]が図3(a)である。そして、視野の中心(図1オレンジ部分) に手を移動させるトレーニングを、重みの初期値を変え10回行 い、手を視野の中心に移動させることに成功した割合(成功率) の時間変化をアンサンブル平均したシミュレーション結果が図3 (b) である。これらの比較より、シミュレーション結果が観察結果 を再現することを確認した。図 4 は、トレーニング結果の一例で ある。図 4(a)は、出力層のユニット(第1行目のマス)、隠れ層 のユニット(第2行~最下行のマス)の出力の時間変化を示し、 活性化関数としてシグモイド関数を採用しているため0から1の 値となっている。図 4(a)を見ると、計算開始当初から隠れ層の ユニットの出力値が減少し始め、5.0×103ステップでは出力値が 0 に近くなった。これは隠れ層のユニット間の結合が、抑制性の 結合になったことを意味する。その後、7.0×10⁶ステップにおい て、出力値が1に近いユニットがいくつか出現した。これらは、 抑制性の結合で結ばれた隠れ層のユニットの中から soft winner-take-all の原理により形成された互いに強いシナプス結 合で結ばれるセルアセンブリである。図4に示すように、成功率 の U 字変化を経るたびに、セルアセンブリがユニットのメンバー を変えて再形成された。







図4 トレーニング結果の一例

ハンドリガードの学習は、RTRL 法 [Williams 1989]を用いて行われた。時刻 t におけるユニット i の出力を $z_i(t)$ とし、入力ユニットの出力を $x_i(t)$ 、隠れユニットと出力ユニットの出力を $y_i(t)$ とする $2z_i(t)$ は、

$$z_i(\mathbf{t}) = \begin{cases} x_i(t), & i \in I \\ y_i(t), & i \in H \cup 0 \end{cases}$$
(1)

となる。ただし、*I、H、O*は、それぞれ入力ユニット、隠れユニット、 出力ユニットの添え字の集合である。時刻 +1 における隠れユ ニットと出力ユニットの入出力関係は、下記の通りとなる。

$$y_i(t+1) = f_i(s_i(t+1)), \quad i \in H \cup O$$
 (2)

$$s_i(t) = \sum_{j \in I \cup H \cup O} w_{ij} z_j(t)$$
(3)

ここで、fiはシグモイド関数

$$F_i(s_i(t)) = 1/(1 + e^{-s_i(t)})$$
(4)

である。 η を学習率とすると、結合荷重の更新量 $\Delta w_{ij}(t)$ は

$$\Delta w_{ij}(t) = \eta \sum_{k \in \mathcal{O}} e_k(t) p_{ij}^k(t)$$
(5)

となる。ここで $e_k(t)$ は、手の位置と視野の中心の距離から推定 される運動指令誤差であり、 $p_{ii}^k(t)$ は、

$$p_{ij}^{k}(t) = f_{k}^{'}(s_{k}(t)) \left(\delta_{ik} z_{j}(t-1) + \sum_{l \in H \cup O} w_{kl} p_{ij}^{l}(t-1) \right)$$
(6)

で与えられ、*S_{ij}はクロネッカーのデルタである。トレーニング時*において、結合荷重の更新は10ステップごとに行われた。

2.2 解析方法

図4に示されたシミュレーション開始とともに結合荷重が減少し、抑制性の結合が増加するメカニズムを解析する手法を提案する。ニューラルネットワークの初期の結合荷重を、-0.1から0.1の範囲でランダムに発生させるので、抑制性の結合が増加するということは、式(5)の結合荷重の更新量が負となる割合が増加するということを意味する。

結合荷重の更新量は、式(3)、(4)、(6)及び(5)より、入力ユニット、隠れユニット、出力ユニットの出力に依存する。図2に示すように、手の運動の結果、次の時間ステップの入力データ(視覚、固有感覚、随伴発射)が変動する。結合荷重の更新量の減少要因を特定するため、入力データ(=入力ユニットの出力)を与えずゼロにしてトレーニングを行うことにより、入力データの変動による影響を除いた。入力データをゼロとしても、手の位置と視野の中心の距離から運動指令誤差を推定し、式(5)より結合荷重の更新量を計算することにより、トレーニングを実施することは可能である(入力とは別に、固有感覚から運動指令誤差の推定を行うアルゴリズムとなっているため)。

計算開始から 600 ステップまでの手の動きと結合荷重の更新 量の関係を求め、手の運動とともにどのように結合荷重の更新 量が変動するかを調べた。

3. 結果

トレーニング開始から 600 ステップまで、手を視野に入れよう と、視野を挟んで右手は水平方向に、左手は右上と左下の間を 往復した(図 6)。この往復運動が、どのような結合荷重の変化 の下で行われたかを調べた。10 ステップごとに行われた隠れ層 のユニット間の結合荷重の更新で、更新量の値が正となった結 合荷重の合計数から、更新量の値が負となった結合荷重の合 計数を引いた差の時間変化を図 7 の青色の線で示す。なお、 隠れ層のユニット間の結合荷重の総数は 2304 であった。また、 左手(赤色)と右手(灰色)が移動した期間もあわせて図 7 に記 載した。

左手の移動期間の一部(280 ステップ、370 ステップ付近)の 例外はあるが、手の運動と更新量の値との間に、以下の傾向が あることがわかる。結合荷重の更新量の値が正となる総数が増 加するにともない、結合荷重自体の値が増加し、結果として隠 れ層から出力層への出力が増加する。これにより、出力ユニット の出力が、手が動き出すために必要な出力の閾値を超え、視 野をはさんだ反対側の地点に向けて手が移動する。式(5)の運 動指令誤差e_k(t)は、視野を超えて反対側に移動すると正負の 符号が逆転する。それによって更新量が負となり、結合荷重の 値も減少し、隠れ層のユニットの出力も減少し、最終的に手の 運動が停止する。その後、符号の逆転した運動指令誤差ek(t) がゼロとなる運動、つまり、視野に向かって今とは逆方向に運動 するように、更新量が正の値となる総数が増加する。その結果、 結合荷重自体が増加し、隠れ層のユニットの出力が再び増加 すると、反対方向の運動が発生する。図7は、この視野を挟ん だ手の往復運動と、結合荷重の更新量の増減の関係を示して いる。

シミュレーション開始から、初期の結合荷重に結合荷重の更 新量が逐次追加されていく。図7を見ると、負の更新量が追加 され隠れ層のユニットの出力を減少させ、最終的に停止させる 期間の方が、その後正の更新量を増加させ逆方向に手を移動 させる期間より長いことがわかる。そのため、結果として結合荷 重の更新量の総和は負となり、隠れ層のユニットの結合が、抑 圧性の結合となった。



図6 開始から600ステップまでの手の運動



図7 結合荷重の更新量の時間変化

4. まとめ

本稿では、セルアセンブリの形成に重要な役割をはたす抑圧 性の結合が、ハンドリガードの学習においてどのようなメカニズ ムで発生するかを解明した。図7で示したように、手を視野に入 れるための視野を挟んだ往復運動の繰り返しによって、負の値 の結合荷重の更新量が増加し、結果として抑制性の結合が生 じることになった。図7で解析した計算開始から600ステップ以 降、視野を挟んだ往復運動は徐々に消失し、抑圧性の結合の 増加も止まる。その後図4に示すように、手が視野に入る割合 (成功率)が上昇し、それとともに、soft winner-take-all の原理に もとづきセルアセンブリが形成されることになる。

形成されたセルアセンブリにどのような情報が記憶されている か、まだ詳細に解析されていない。セルアセンブリに記憶されて いる情報の内容を知る一つの方法は、形成されたセルアセンブ リに損傷を加えることにより、その情報の受け手となる効果器で ある手の運動にどのような影響が及ぼすか調べることである。ま た、新生児のハンドリガードは、生後4か月頃になると消失する。 一方、シミュレーション結果でも図4に示したように、最終的に成 功率はゼロになり、手は視野に入らなくなる。セルアセンブリに 記憶された情報の内容と、成功率が最終的にゼロとなる理由の 解明を今後行っていきたい。

参考文献

- [Buzsáki 2010] Buzsáki, G.: Neural syntax: cell assemblies, synapsembles, and readers. Neuron, 68, 362-85 (2010).
- [Hebb 1949] Hebb, D.O.: The organization of behavior: A neuropsychological theory. New York: Wiley & Sons (1949).
- [Hennequin 2017] Hennequin, G., Everton, A.J., Vogels, T.P..: Inhibitory plasticity: Balance, control and codependence. Annu Rev Neurosci., 40, 557- 579 (2017).
- [Homma 2018] Homma T.: Hand Recognition Obtained by Simulation of Hand Regard. Frontiers in psychology, 9, 729, (2018).

- [Kawato 1987] Kawato, M., Furukawa, K., and Suzuki, R.: A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. Biol Cybern 57, 169-185, (1987).
- [Lansner 2009] Lansner, A.: Associative memory models: from the cellassembly theory to biophysically detailed cortex simulations. Trends in neurosciences, 32, 178-186, (2009).
- [Sakurai 2018] Sakurai, Y., Osako, Y., Tanisumi, Y., Ishihara, E., Hirokawa, J., & Manabe, H.: Multiple Approaches to the Investigation of Cell Assembly in Memory Research-Present and Future. Frontiers in systems neuroscience, 12, 21 (2018).
- [Tomasello 2017] Tomasello, R., Garagnani, M., Wennekers, T., & Pulvermüller, F.: Brain connections of words, perceptions and actions: A neurobiological model of spatio-temporal semantic activation in the human cortex. Neuropsychologia, 98, 111–29 (2017).
- [Tonegawa 2015] Tonegawa, S, Liu, X, Ramirez, S., Redondo, R.L.: Memory engram cells have come of age. Neuron, 87, 918–931 (2015).
- [White 1966] White, B. L., and Held, R.: Plasticity of sensorimotor development, in The Causes of Behavior: Readings in Child Development and Educational Psychology, 2nd Edn, eds Rosenblith, J. F. and Allinsmith, W. (Boston: Allyn and Bacon), 60–71, (1966).
- [Williams 1989] Williams, R.J., and Zipser, D.: A learning algorithm for continually running fully recurrent neural networks. Neural computation 1, 270-280, (1989).