

## 受賞報告

### 2009年度全国大会研究賞受賞報告

O1-5 動的スパイク相関の状態空間モデル  
 島崎 秀昭 (理化学研究所脳科学総合研究センター)

同時記録した神経細胞スパイク時系列からセル・アセンブリのダイナミクスをとらえたい。本研究はこのような素朴な動機からスタートしました。

ヘップのセル・アセンブリ仮説は、関連して活動する神経細胞間の結合が強化されるとする学習則仮説と再帰結合を持つネットワークを土台に構築されており、その構想は The Organization of Behavior [Hebb, 1949] の第四章冒頭に簡潔にまとめられています。これによれば、再起結合を持つ回路網に特定の刺激が繰り返し与えられると、学習則仮説に従い強固な閉ループ回路を形成する細胞集団＝セル・アセンブリが出現します。セル・アセンブリはその再帰的結合構造により、次のような特徴を持つことが期待されます。i) 刺激情報の保持：持続的な刺激なしに一定時間自発的に活動できること。ii) 不完全入力への補完：一部の神経細胞への入力でアセンブリ内の他の細胞も活性化されること。現代的には前者をアトラクター/ワーキングメモリ、後者をエラーコレクション/パターン認識と言うことができます。このようにネットワーク上に拡散せずに時間・空間的にまとまりを持ち、かつ外部環境から部分的に独立したニューロン活動がヘップのセル・アセンブリ仮説の根幹をなし、アセンブリ活動は表象（イメージ・アイデア）の素過程と見なされます。

神経細胞スパイクの観測という立場からは、協調的に活動する神経細胞集団という緩やかな定義に基づき、相関を持って同期的に発火する細胞集団を機能的なセル・アセンブリと見なします。Cross-correlogram・J-PSTH を用いたスパイク相関解析により、Sakurai, Vaadia らは細胞間の機能的結合（スパイク相関）が行動に依存し、時間的にも変動することを示しました。また、Riehle 及び Steinmetz らは期待や注意といった脳の高次機能が機能的結合と密接な関係にあることを示しました。このようなスパイク相関解析を3つ以上の神経細胞に拡張する場合、次の2つの解析を行えることが重要です。i) 二次相関構造の同時推定：Cross-correlogram, J-PSTH 等の二体の解析では明らかにできない、観測された全細胞の二次相互相関関係の推

定。ii) 高次相関の推定：二次相関だけでは表現できない、多体間の相関の推定。いずれも周辺分布から同時分布全体へ解析対象を広げ、集団としての同期スパイクパターンの解析に軸足を移す必要があることを主張しています。さらに、覚醒・行動下で得られるデータを扱い、アセンブリ活動と行動との関係を調べるためには、非定常なスパイクレートの下で相関構造のダイナミクスを追跡できなければなりません。しかしながら、これらをすべて実現する統計手法は確立されていません。そこで我々は、高次相関を厳密に定義できる対数線型モデルを観測モデルとする状態空間モデルを構築することでこの問題を解決し、動的セル・アセンブリをとらえる手法を開発しました。

本研究は共著者である甘利先生のスパイク高次相関と情報幾何の研究、及び Brown 教授が始めた点過程を観測モデルとする状態空間モデルの研究を直接の土台としています。また、本研究を始めるにあたって、理研の指導教官である Gruen は私に高次相関に取り組み、行動との関係に目を向けるよう促してくれました。Gruen の指摘により高次相関の存在を時々刻々調べるための逐次ベイズ仮説検定の枠組みに到達したことは大きな前進でした。一方、そもそも私がヘップ仮説とスパイク同期に興味を持ったのは、神経回路学会の先人達による（悪？）影響を受けたからです。学部生時代に櫻井先生の本を読んでセル・アセンブリ仮説に出会いました。伊藤先生の J-PSTH の解説、藤井先生・酒井（裕）先生の書かれた思考実験を興奮して読んだのを覚えています。学部4年生のときには玉川大学の相原先生に海馬体スライスを用いたヘップのシナプス可塑性（STDP）の実験を指導して頂きました。なかでも、塚田先生と口癖の“ダイナミックス”という言葉のインパクトは強かった。1999年、ちょうど10年前のことです。その後渡米し帰国後、京都大学の篠本先生の指導の下、単一神経細胞のスパイクレート推定問題に取り組みました。思えば篠本研にいた3年間あまり、データから分布を推定するという最も単純な問題設定のもとで、観測するとはどういうことかをじっくりと考える時間を貰えたのは幸運でした。この単一神経細胞のレート推定で研鑽を積んだことが、現在のマルチニューロンの時系列解析に直接に役立っています。

篠本さんは、常々「これからはデータの時代だ」とおっしゃっていました。そして、また計算論の時代が来ると、時代のまっただ中に引き込んで頂いたことに本当に感謝しています。篠本さんの言葉を聞いて、思い出していた言葉があります。“Each of our principal conceptions, each branch of our knowledge passes successively through three different theoretical states: the theological, or fictitious (神学あるいは虚構); the metaphysical, or abstract (形而上学あるいは抽象); and the scientific, or positive (科学あるいは実証).” 実証主義の創始者であり、社会学の開祖でもあるオーギュスト・コント (1798–1857) の言葉です。学問や社会は、まずそこに人々を熱狂させる強烈なアイデアがあり、やがてそれを具体的に書き下す精緻な理論が構築され、最後に現実とつぎあわせた実証の段階をもって完成するといいます。篠本さんの言葉と重ね合わせながら、また甘利・外山対談等の著作を読む中で、それはヘップという強い神話、ローゼンブラット・甘利先生・ホップフィールドという巨人が構築した学習理論を指し、21世紀にその検証のための実証的手段が必要とされているのだと理解するようになりました。

ヘップの仮説の実証という問題意識は日本では櫻井先生が早くから提唱し、実証に必要な実験・解析技術を高橋 (晋) 先生と丹念に作り上げてこられました。生理学者の思想を正しく理解して、その気持ちを数学の言葉に翻訳することで、私もいつかそうした実証研究の手伝いがしたいと考えていました。そうした中で、ダイレクトに計算論を検証する方法があってもいいのではないかと、そう考えたのが観測モデルとして対数線型モデルを選んだ最大の理由です。この決定には Schneidmann らの Nature 論文に少なからぬ影響を受けました。この意味で本研究は、神経回路ネットワークの描像に基づく Pillow, Paninski らの点過程モデルやカーネル法を用いた相関解析とは趣を異にします。いずれも、得られたデータへの適合度や行動予測の精度の向上が見込まれる重要な手法です。これらの手法との対決から逃げるつもりはなく、スパイク履歴の導入などで精度向上にも力を入れます。しかし、行動下の実データと計算論とのつながりという意味で、対数線型-状態空間モデルを用いた解析は次のステップへ繋がる可能性を秘めていると考えています。学習理論と脳をつなぐ試みは岡田 (真) 先生が先駆的な研究を行ってこられました。岡田研の学生さん達とも切磋琢磨して回路学会を盛り上げて行ければと思います。

最後に今後の方向を2つ述べて終わりにします。一つめは、実際に (高次) スパイク相関が行動と関係があ

るのかを対数線型-状態空間モデルを用いて確かめることです。この枠組みでは、ある行動に対応する集団の同期発火活動は対数線型モデルの自然パラメータ ( $\theta$ -座標系) の軌道として表現されます。Riehle らの実験結果は、レートのみを考慮した座標系の軌道では縮退して見えなかった脳の高次機能 (期待・予測) の状態の違いが、相関を含むより広い空間では見えてくることを示唆しています。Riehle 氏のポストドクの Kilavik 氏らと協力して、実データから行動・脳の内部状態を逐次推定する作業を予定しています。二つめは、行動学習実験で得られる (数時間以上の) 比較的長い観測データに本手法を適用し、学習とスパイク相関の関係を調べることです。ニューロン集団の相関構造が学習によりどのように形成されていくのか、すなわちセル・アセンブリの形成、を対数線型-状態空間モデルを用いて観測し、メモリ保持・パターン認識という計算論を実証する。克服すべき課題は多いですが、ここにこの研究の本来のねらいがあると考えています。

末尾になりますが、未だ道半ばの研究に研究賞という立派な賞を与えて頂きありがとうございました。今後は、関連する研究者と協力して着実に研究を積み上げ、賞に見合う結果を出していきたいと思っております。

#### O1-4 皮質神経細胞の不規則発火時系列が示唆する情報原理

坪 泰宏 (理化学研究所脳科学総合研究センター)

この度は、第19回日本神経回路学会全国大会研究賞をいただきまして、誠にありがとうございます。著者を代表いたしましてお礼申し上げます。

活動中の動物の大脳皮質神経細胞から電気活動を記録すると、不規則なスパイク時系列が観測されることが知られています。今回受賞対象になりました研究では、この不規則なスパイク時系列の背後にみられる規則を報告し、その元になる原理を提案いたしました。

本研究ではまず、自発前肢運動課題中のラットの運動野 (インビボ) から傍細胞記録によって記録されたスパイク間隔分布の解析を行いました。その結果私達は、数秒オーダーでランダムにみえるスパイク間隔の分布が、数分オーダーでは非常にきれいな再現性をもち、さらに細胞ごとに一定の分布に収束することを確認しました。これまでの研究から、この定常分布はガンマ分布であろうと考えられてきました。実際に、私達は以前スライスを用いた実験 (インビトロ) で、脳内状況を模したバランス入力に対する神経細胞の応答スパイク間隔分布がガンマ分布になることを報告しま

した (Miura et al., J. Neurosci. 2007)。ところが、今回のインビボの実験結果によると、記録された神経細胞の種類や存在する層によらずに、スパイク間隔分布はガンマ分布ではなく第2種ベータ分布と呼ばれる分布で記述できるということが示唆されました。

私は最初にこのインビボの結果を見たとき、インビトロの結果と矛盾すると思ったのですが、よく考えてみると次のようにむしろ自然な解釈が与えられることに気付きました。ガンマ分布というのは形と発火率の2つのパラメータで特徴づけられます。これに加えてインビトロでは形と発火率の両方のパラメータが一定、インビボでは形は一定だが発火率がガンマ分布に従って時々刻々変動するという仮定をおけば、両方の結果をうまく説明することができます。そこで本研究ではまずこのような仮定(2重ガンマモデル)を提案しました。この仮定は篠本先生の研究室が提案されている、より高度な解析による結果 (Shimokawa & Shinomoto, Neural Comput. 2009) とも矛盾しません。

ここまでの結果を昨年の全国大会で発表させていただいたところ、岡田先生から「なぜ発火率がガンマ分布に従うのか?」というご質問を受けました。この問いに対する解答は、「膜力学との対応」と「機能的な意味」の2通り存在すると思いますが、私達は今回の発表でその機能的な意味について考察いたしました。

ここで示している神経細胞のような確率的な素子の入出力関係を扱う際にはよく相互情報量最大化という仮定が考えられます。すなわち神経細胞は最も情報を失わないように信号を伝達しているという仮定です。ところが、池田思朗先生らの先行研究によると (Ikeda & Manton, Neural Comput. 2009)、発火率のガンマ分布は相互情報量最大の解にはなりません。そこで私達は、何か別の最大化(最小化)原理を仮定してその解が発火率のガンマ分布になることを示せないかと考えました。その結果、条件付エントロピーという量を最小化する解が発火率のガンマ分布になっていること

を発見しました。

拡大解釈になってしまいますが、私は脳の中に相互情報量最大化ではない別の原理があるということは間違いないと考えています。なぜならば、相互情報量最大化に従うシステムでは「1対1対応」が最善ということになってしまうからです。動物というものが、あるものを観たらいつも同じ行動をするシステムであるとは考え難いからです。もちろん初期感覚野のように、情報を変換して単純にリレーしていると思われる場所に関しては相互情報量最大化がよく適用できるのかもしれない。

今回提案した条件付エントロピー最小化が他のタスクや領野でも満たされるのかは今後の課題です。場合によっては拡張や修正が必要になるかもしれませんが、神経細胞のスパイク時系列を観測することで相互情報量最大化とは別の法則が構築できれば私は期待しています。また本研究では情報のキャリアの性質についてのみの議論でしたので、さらにその上に乗っている情報についても解析していきたいと考えています。

最後になりましたが、本研究がこのような素晴らしい賞をいただけるように発展しましたのは、この条件付エントロピー最小化原理について初期に議論していただきました池田思朗先生、村田昇先生、阪口先生、長岡先生、寺前さんのお陰です。またこの研究は岡田先生と三浦さんとの共同研究に端を発しており、ご二人には情報理論に関していろいろと教えていただきました。心より感謝いたします。また共同研究者ではありませんが、このような実験と理論の融合研究の機会を与えてくださいました深井先生と素晴らしい記録を取っていただいた磯村さんに深くお礼申し上げます。この受賞を励みにして、講評のお言葉でいただきましたようにさらに広い分野の方々に興味をもっていただけるようなより根本的なテーマに挑戦していきたいと存じますので、今後ともみなさまご指導のほどよろしくお願ひ申し上げます。

## 2009年度全国大会奨励賞受賞報告

O4-3 出力選択を行う大脳基底核モデルのGPUによるリアルタイムシミュレーション  
五十嵐 潤 (理化学研究所 次世代計算科学研究開発プログラム)

この度は、奨励賞をいただきありがとうございます。今回、奨励賞をいただいた研究は、私が昨年度、

(株)ホンダ・リサーチ・インスティテュート・ジャパン (HRI-JP) に、客員研究員として在籍していたときに行ったものです。本研究は多くの人に支えていただき、実現することができました。HRI-JPの庄野修氏と辻野広司氏には、研究全般で大変お世話になりました。九州工業大学の花沢明俊先生、総務の大坪雅宗様、