システム制御情報学会論文誌, Vol. 8, No. 12, pp. 718～720, 1995

研究速報

Dale 則を考慮したシナプス可塑性方程式の解析*

奥原　浩之**・尾崎　俊治***

Analysis of the Synapic Plasticity Equation Considering the Dale Rule*

Koji OKUHARA** and Shunji OSAKI***

1. はじめに

生体の脳の優れた特長は，学習能力と並列分散処理能力である．これを工学的に応用するため，あるいは生体の情報処理を解明するため，神経回路網をモデル化したニューラルネットワーク（Neural Network : NN）が研究されている．NN は大きく分けて，素子であるニューロン，それらを結合するシナプス，そして動作規則により構成される．これらの相違により多様なモデルが考えられている．なかでも，記憶にもっとも関係した情報処理は，シナプスにおいて行われているとされる．記憶には種々のものが考えられるが，本速報では短期記憶と長期記憶に着目し，短期記憶はニューロンの発火頻度，長期記憶は細胞膜の特性の変化により生じるものとする．シナプスの可塑性を記述する方程式は，これらの要因を含んだものとなっていなければならない．また，実際の生体では，シナプス結合の性質が興奮性，抑制性であるのかは送り出すニューロンにより決まる（Dale 則という）．さらに，微小な領域では成長や活動に必要な物質は競合によりシナプスに摂取される．これらの事実もシナプス可塑性のモデル化において重要な要因であると考えられる．

そこで，本速報では発火頻度や膜の特性変化を生じる物質の時間変化と，生理学的拘束条件である Dale 則や微小な領域での競合を考慮したシナプス可塑性方程式を導出する．さらに，提案するシナプス可塑性方程式を解析することで，シナプスでは分岐を利用した情報処理が可能であることを示す．

* 原稿受付　1995 年 6 月 19 日
** 広島大学　大学院　工学研究科　Faculty of Engineering, Hiroshima University ; 1-chome 4-1, Kagamiyama, Higashi-Hiroshima city, Hiroshima 739, JAPAN
*** 広島大学 工学部　Faculty of Engineering, Hiroshima University ; ditto
Key Words : Hebbian rule, Dale rule, nerve growth factor, synapic plasticity, bifurcation.

2. シナプス可塑性に影響する要因

脳のもつ柔軟性，記憶や学習は，シナプス可塑性によるものである．シナプス可塑性は次の Hebb 則が提案され認められている．

$$\frac{dw_{ij}}{dt} = A_i A_j \tag{1}$$

ここで，A_i は第 i ニューロンの活動度であり，w_{ij} は第 j ニューロンから第 i ニューロンへのシナプス間感度を表わす．この方程式に従って，シナプス間感度が変化し続けると発散してしまう．発散を防ぐために設けられる仮定がそのまま各モデルの特徴となっている[1]．発散をしないように修正されたシナプス方程式を用いて，視覚第 1 次野における眼優位性コラムの形成を説明するモデル[2] や，トポグラフマッピングを説明するモデル[3] がある．

記憶は短期記憶（Short Term Memory : STM）と長期記憶（Long Term Memory : LTM）に大きく分けることができる[4]．STM は電気刺激がシナプスの結合回路で保持され実現されるとするニューロン回路説が有力である．LTM はシナプスの膜の特性が変化することで獲得されると考えられている．また，LTM が獲得されるためには STM が生じなければならず，これら二つの記憶は互いに影響を及ぼしていることもわかる．STM から LTM を引き起こすメカニズムとしてタンパク質リン酸化によるものが考えられている．これは高頻度刺激でシナプス間隔に放出された第 1 次メッセンジャが第 2 次メッセンジャを増加させる．これがタンパク質リン酸化をおこすというものである．第 2 次メッセンジャとして cAMP や Ca^{2+} が知られている．一般に LTM にはタンパク質の合成が必要であるとされる[4]．このように，ニューロンの成長や活動維持のために必要な物質が存在する．ここでは，第 1 次，第 2 次メッセンジャをまとめて神経成長因子（Nerve Growth Factor : NGF）

と呼ぶこととする．シナプスの成長や活動に必要な物質（NGF）は微小な領域では競合され消費される．このような競合による結合の消滅は，運動ニューロンと筋繊維の間においても観察されモデル化されている[5]．また，一つのニューロンは生化学的に単一な性質であり，シナプス間感度が興奮性であるか抑制性であるかは，送り出すニューロンによって決まっている．これを Dale 則という[6]．これらの制約は，シナプス可塑性のモデル化において重要な要因となる．

3. Dale 則を考慮したシナプス可塑性方程式

神経細胞（ニューロン）は脳を構成する最小単位である．ニューロンは細胞体と樹状突起，軸索からなる．軸索終末はシナプスと呼ばれ，他のニューロンの細胞体にシナプス間隔を通して化学伝達物質を放出することにより情報を伝達する．NGF はシナプス間隔の微小な領域 B_i^k において競合するものとする．ここで，添字は第 i ニューロンの第 k 番目の微小領域を示す．第 j ニューロンの微小領域 B_i^k におけるシナプス前終末発火頻度を ξ_{ij}^k とし，これが作用する第 i ニューロンの細胞膜におけるシナプス後発火頻度を η_i^k とする．シナプス間感度を w_{ij}^k とする．シナプス間感度 w_{ij}^k は Dale 則により，第 j ニューロンが興奮性であるなら正，抑制性であるなら負の値をとる．シナプス間感度の大きさの時間変化はシナプスの興奮性，抑制性に依存せず，STM に関する発火頻度の項と LTM に関する NGF の項をあわせもつ以下の方程式に従うものとする．

$$\frac{d\mu_j w_{ij}^k}{dt} = \varepsilon \overline{\eta_i^k \xi_{ij}^k} \mu_j w_{ij}^k + g_{ij}^k \mu_j w_{ij}^k + f_{ij}^k \qquad (2)$$

ここで，μ_j は第 j ニューロンが興奮性であるときに 1 となり，抑制性であるときに -1 となる Dale 則を考慮するための識別子である．g_{ij}^k は微小領域 B_i^k に供給される NGF のうち，その領域に付着している第 j ニューロンのシナプスが入手できる量である．f_{ij}^k は NGF と環境因子に依存するゆらぎである．ε は右辺第 1 項の発火頻度と，第 2 項の NGF という異なる次元を結び付けるための正の定数である．右辺第 1 項は Hebb 則を表わしているといえる．$\overline{\eta_i^k \xi_{ij}^k}$ は以下のように定義される．

$$\overline{\eta_i^k \xi_{ij}^k} = \frac{1}{\tau} \int_{t-\tau}^{t} \eta_i^k(t') \xi_{ij}^k(t') dt' \qquad (3)$$

ここで，τ はシナプス間感度の大きさの時間変化に，Hebb 則の効果が影響を及ぼす時間の長さを規定するものである．NGF の量 g_{ij}^k は次の方程式に従う．

$$\frac{dg_{ij}^k}{dt} = \alpha_i^k (G_i^k - g_{ij}^k) - (\beta_i^k \mu_j w_{ij}^k + \sum_{h \neq j} \mu_h w_{ih}^k) \qquad (4)$$

ここで，G_i^k は B_i^k への NGF の供給速度であり，膜の特性により，決定される変数である．α_i^k, β_i^k は正の定数である．NGF の量の時間変化もシナプスの興奮性，抑制性によらず，そのシナプス間感度の大きさに依存する．また，領域へ付着するシナプスが入手し得る NGF の量の時間変化に対し，NGF の供給速度の時間変化が無視できるとして G_i^k を定数とみなす．シナプス間感度の時間変化は発火頻度に依存するため，シナプス間感度の時間変化に対し，NGF の量の時間変化は無視できるものとする．そこで，隷従化原理[7]を適用することにより，以下の Dale 則を考慮したシナプス可塑性の方程式が導かれる．

$$\frac{d\mu_j w_{ij}^k}{dt} = \left(G_i^k - \frac{1}{\alpha_i^k} \sum_{h \neq j} \mu_h w_{ih}^k + \varepsilon \overline{\eta_i^k \xi_{ij}^k} \right) \mu_j w_{ij}^k - \frac{\beta_i^k}{\alpha_i^k} (w_{ij}^k)^2 + f_{ij}^k \qquad (5)$$

4. シナプス可塑性方程式における競合と分岐

シナプス可塑性の時間変化が (5) 式のように与えられるとき，微小領域 B_i^k に複数のシナプスが付着すると競合が生じる．いま，微小領域 B_i^k に N 個のニューロンからシナプスが付着しており，発火頻度について $\overline{\eta_i^k \xi_{i1}^k} > \overline{\eta_i^k \xi_{i2}^k} > \cdots > \overline{\eta_i^k \xi_{iN}^k} > 0$ の関係があるものとする．このとき，$\gamma_{ij}^k = G_i^k + \varepsilon \overline{\eta_i^k \xi_{ij}^k} + o(f)$ とし，$\Gamma_0 = 0$, $\Gamma_n = \sum_{j=1}^{n} (\gamma_{ij}^k / \gamma_{i(n+1)}^k - 1)$ を定義する．もちろん，$\gamma_{i1}^k > \gamma_{i2}^k > \cdots > \gamma_{iN}^k$ である．(5) 式の定常解の一つに $w_{ij}^k = 0\,(j = 1, 2, \cdots, N)$ があるが，この解は線形安定性の解析により，不安定であることがわかる．シナプス間感度 w_{ij}^k はパラメータ β_i^k により以下のような分岐特性を示す．

（i）$0 < \beta_i^k < \dfrac{\gamma_{iN}^k}{\gamma_{i1}^k}$ のとき

$$w_{ij}^k = \mu_j \frac{\gamma_{ij}^k}{\beta_i^k} \quad (j = j_0 ; j_0 \in \{1, 2, \cdots, N\})$$

$$w_{ij}^k = 0 \qquad (j \neq j_0)$$

（ii）$\dfrac{\gamma_{i(n+1)}^k}{\gamma_{i1}^k} < \beta_i^k < \dfrac{\gamma_{in}^k}{\gamma_{i1}^k}$ のとき

$$w_{ij}^k = \mu_j \frac{\gamma_{ij}^k}{\beta_i^k} \quad (j = j_0 ; j_0 \in \{1, 2, \cdots, n\})$$

$$w_{ij}^k = 0 \qquad (j \neq j_0)$$

（iii）$\dfrac{\gamma_{i2}^k}{\gamma_{i1}^k} < \beta_i^k < 1 + \Gamma_1$ のとき

$$w_{ij}^k = \mu_j \frac{\gamma_{ij}^k}{\beta_i^k} \qquad (j=1)$$

$$w_{ij}^k = 0 \qquad (j=2,\ 3,\ \cdots,\ N)$$

(iv) $1+\Gamma_{n-1} < \beta_i^k < 1+\Gamma_n$ のとき

$$w_{ij}^k = \mu_j \frac{(\beta_i^k+n-1)\gamma_{ij}^k - \sum_{h=1}^{n} \gamma_{ih}^k}{(\beta_i^k-1)(\beta_i^k+n-1)} \qquad (j=1,\ 2,\ \cdots,\ n)$$

$$w_{ij}^k = 0 \qquad (j=n+1,\ n+2,\ \cdots,\ N)$$

(v) $1+\Gamma_{N-1} < \beta_i^k$ のとき

$$w_{ij}^k = \mu_j \frac{(\beta_i^k+N-1)\gamma_{ij}^k - \sum_{h=1}^{n} \gamma_{ih}^k}{(\beta_i^k-1)(\beta_i^k+N-1)} \qquad (j=1,\ 2,\ \cdots,\ N)$$

(5) 式に従うシナプス間感度 w_{ij}^k は，Dale 則を満たしながらHebb 則に応じて変化すると同時に，パラメータ β_i^k により競合が生じる．このような振る舞いをする系は，探索機能[8] をもつ．以上より，提案したシナプス可塑性方程式により記述されるようなシナプスでは，競合や分岐を利用した情報処理が可能であることがわかる．

5. おわりに

本速報では，記憶を大きく短期記憶と長期記憶であるとし，それぞれを実現する要因として発火頻度，神経成長因子に着目した．記憶にはシナプスでの情報処理が関わっているとみられることから，シナプス間感度の時間変化を発火頻度や神経成長因子の時間変化を考えることで導出した．得られた結果は，生理学的拘束条件であるDale 則を満たし，微小な領域での競合が考慮されたものとなっている．提案したシナプス可塑性方程式は解析により，競合や分岐特性を利用した情報処理が可能であることが示された．

今後の課題は，提案したシナプス可塑性方程式を適用したニューラルネットワークを考察することである．

参考文献

1) 田中：シナプス可塑性の数理モデル；数理科学，No. 338, pp. 44〜51 (1991)
2) S. Tanaka : Theory of Self-Organization of Cortical Mas : Mathematical Framework ; Neural Networks, Vol. 3, pp. 625〜640 (1990)
3) 白倉，倉田：興奮波を持つ2枚の神経場の間のトポグラフィックマッピング形成；信学技法；No. NC92-147, pp. 147〜154 (1993)
4) 伊藤，酒田（編）：脳科学の新しい展開，岩波書店 (1986)
5) C. E. Rasmussen and D. J. Willshaw : Presynaptic and Postsynaptic Competition in Models for the Development of Neuromuscular Connections ; Biol. Cybern., Vol. 68, pp. 409〜419 (1993)
6) J. C. Eccles : The Physiology of Nerve Cells, Johns Hopkins University Press, Baltimore (1957)
7) H. Haken（牧島，小森（共訳））：協同現象の数理，東海大学出版会 (1986)
8) 土屋：複雑系の動力学とその機能；システム/制御/情報，Vol. 39, No. 1, pp. 29〜34 (1995)