

第 4 章

文脈依存的記憶課題への応用

4.1 まえがき

第 2 章で構成した対連合記憶モデルの妥当性を第 3 章においてかなり実証することができた。本章では、更にモデルの妥当性の検証を行うこと、そして、脳の文脈情報処理メカニズムを検討することを目的として、より複雑な文脈依存的記憶課題へモデルを応用することを試みる。

脳の情報処理では、入力される情報(刺激)が同一であっても、状況や文脈に応じて適切な結果を出力することが求められる。逆に言えば、そのような処理の切り替えが柔軟に行えるのが脳の大きな特徴である。実際、サルを用いた実験などにより、文脈によって活動が大きく変化するニューロンがあることが知られている。但し、このような文脈依存性を示すニューロンの多くは脳の最も高次の中樞である前頭前野で観測されたものであり、その活動が何を表しているのか正確に解釈するのは容易ではない。

一方、Naya ら [5] は、視覚性記憶において中心的な役割を果たしている下側頭葉皮質 (IT 野) において、文脈依存的活動を示すニューロンを報告している。彼らは、従来よく用いられてきた 2 種類の記憶課題を試行の途中で切り替えることによって、文脈に応じた target の変化を反映するニューロン活動を得た。この結果は、脳における文脈依存的な連想の過程を知る上で非常に興味深いものである。

同様な文脈依存的連想を人工神経回路網で実現しようとする際、いくつかの計算論的な困難さがあることが森田ら [33] によって指摘されている。彼らは「選択的不感

化」という方法によってこの困難さを解決したが、同じ問題は脳の神経回路網にも生じる。本章では、選択的不感化に相当するメカニズムが脳にも存在するという仮定の下に、IT野における文脈依存的連想のモデルを構築し、モデルの挙動と Naya らの実験データとを比較検討する。

本章では、まず背景として、Naya らの実験で用いられた PACS 課題及びその結果を紹介し、この課題を実行する際に解決すべき計算論的問題を述べる。また、選択的不感化について概説した上で、それが脳で用いられていると考える根拠を論じる。次に、PACS 課題を実行する神経回路モデルを提示し、シミュレーション実験によってその動作を検証する。最後に、モデルと生理実験のデータとを比較検討し、脳における文脈依存的連想のメカニズムについて考察するとともに、IT野ニューロンの活動に関していくつかの予測を行う。

4.2 背景

4.2.1 PACS 課題における IT野ニューロンの活動

サルの実験でよく用いられる記憶課題に、遅延見本合わせ (DMS) 課題及び遅延対連合 (DPA) 課題がある。いずれの課題でもサルは遅延期間の後に提示された刺激が target であるかどうかを判断する (または正しい target を選ぶ) ことが求められるが、DMS 課題では target は cue と同じであるのに対し、DPA 課題では cue と対になっている刺激が target となる。

これらを用いた実験によって多くの知見が得られているが、中でも上述した Sakai と Miyashita [3] は、DPA 課題を実行中のサルの IT野において cue 提示時にはほとんど活動しないにもかかわらず、遅延期間中に活動を増して target に対して強く反応するニューロン (pair-recall ニューロン) を発見した。この知見は、IT野における記憶の読み出し過程を示すものであり、非常に重要である。

これらの記憶課題を発展させたのが Naya らが考案した PACS (Pair-Association with Color Switch) 課題である。彼らは、以下のような手順で実験を行った (図 4.1 参照)。

まず、コンピュータで 12 対 (24 個) の異なるフラクタル図形を生成し、図形対の一

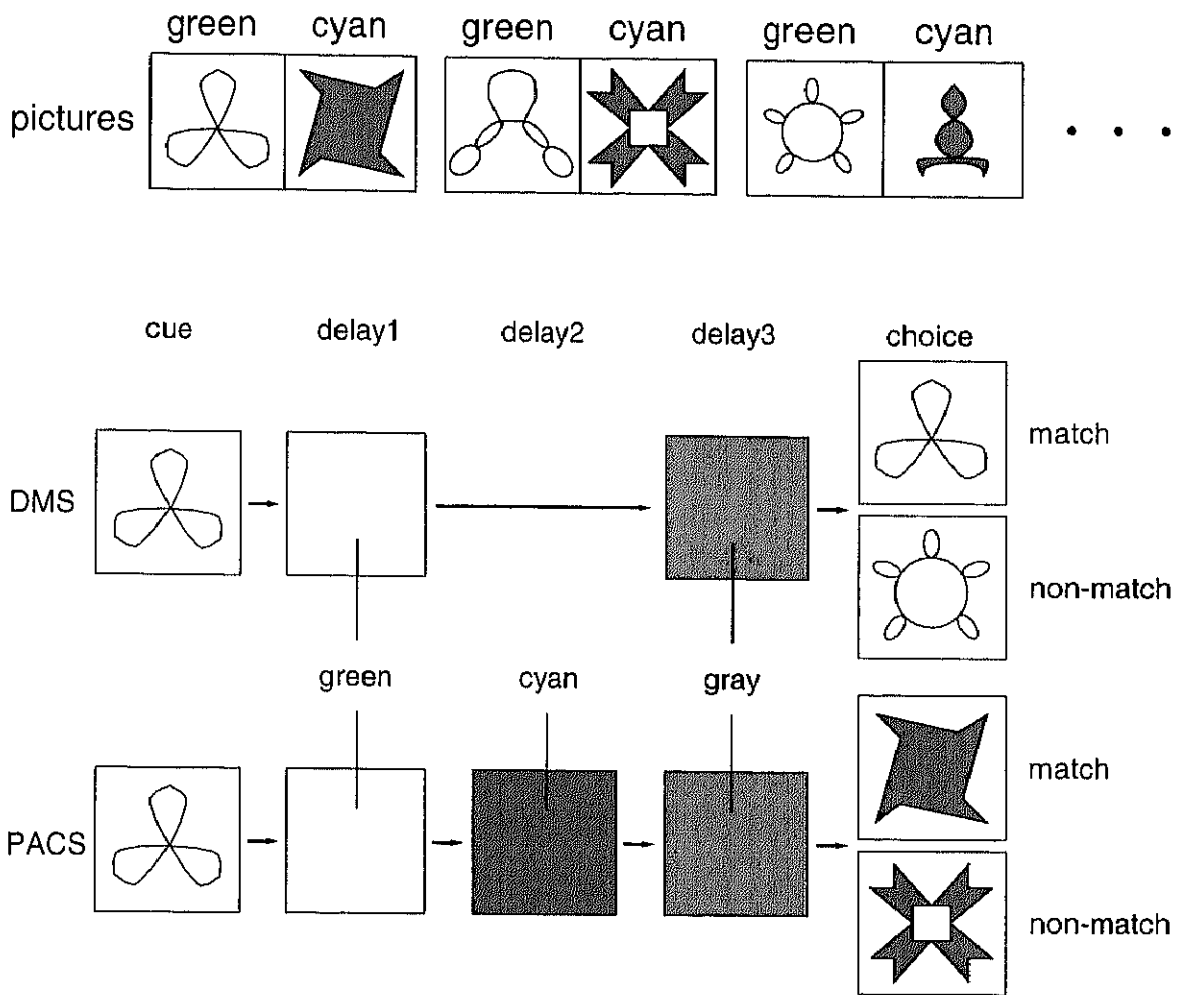


図 4.1: DMS・PACS タスクの概要

方を green, 他方を cyan で着色した (これらの図形を $G_1 \sim G_{12}$ および $C_1 \sim C_{12}$ で表す). 24 個の図形のうち 1 つを cue として短時間提示するが, target は 2 種類の課題のどちらであるかによって異なり, cue と同じ図形が target の場合を DMS 課題, cue の対図形が target となる場合を PACS 課題と呼ぶ.

DMS 課題では, cue 提示の後 5 秒の遅延期間 (d1) を置くが, この間ディスプレイ画面に cue と同色の刺激を表示しつづける (以下, この刺激を色信号と呼ぶ). d1 が終了すると同時に画面の色が gray に変化し, 1 秒の遅延期間 (d3) の後に test 刺激が提示される. 一方 PACS 課題では, cue 提示後 test 刺激が提示されるまでの遅延期間は d1(2 秒), d2(3 秒), d3(1 秒) に分かれており, d1 では色信号は cue と同じ色だが,

d2 で対図形 (target) の色に変化してから d3 で gray になる。いずれの課題においても、サルは提示された test 刺激が target であるかどうかを判断しなければならない。

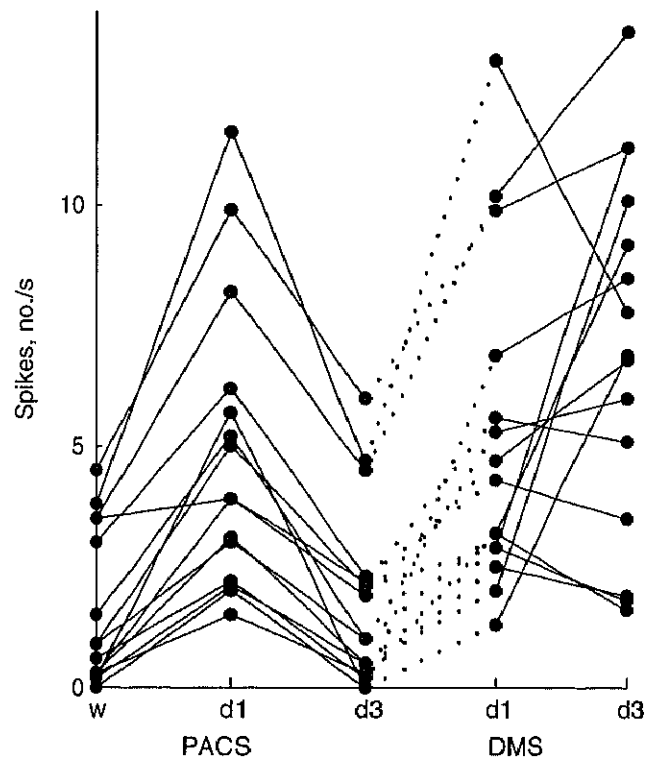
両課題に対する正答率が十分高くなるまで訓練した2頭のサルについて、課題実行時の前部 IT 野 (主に TE 野) におけるニューロン活動を測定した。そのうち遅延期間中に活動を示した 15 個のニューロンについて解析したところ、図 4.2 に示す結果を得た。

これは、DMS 課題及び PACS 課題における遅延期間 d1 及び d3 での発火頻度をプロットしたものであり、(a) と (b) はそれぞれ各ニューロンの最適図形 (cue 提示による反応が最大の図形) 及びその対図形を cue として提示した場合である。グラフから、d1 期における発火頻度は課題間でほとんど差がないが、d3 期では大きく異なっていること、すなわち色スイッチによってその後のニューロン活動が大きく変化することがわかる。ここで重要なのは、以下の点である。

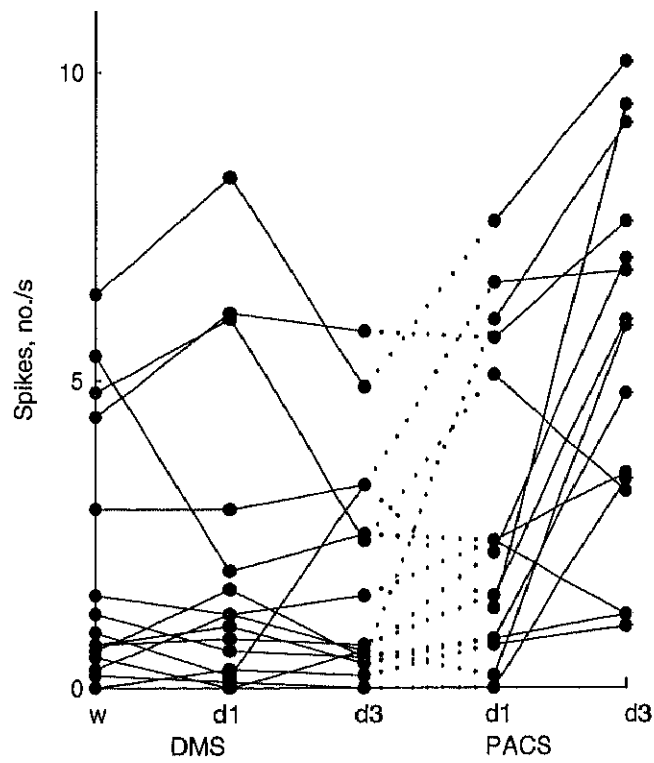
1. 最適図形を cue 提示したとき、DMS 課題では d3 期でも d1 期とほぼ同じ活動が持続するが、PACS 課題の d3 における活動は d1 より低下している。Naya らは、このような色スイッチによる活動の低下のことを pair-suppression 効果と呼んでいる。
2. PACS 課題において最適図形の対図形を cue 提示したとき、ほとんどのニューロンにおいて d3 での活動が d1 よりも強まっている。このような活動の増加のことは pair-recall 効果と呼んでいる。

これらは、サルの TE 野では、d1 の間 cue 図形のコードが保持され、PACS 課題において色信号が切り替わると対図形のコードが連想されることを示唆する。このような target を予測するようなニューロン活動は、DPA 課題を用いた実験でも観察されている。

但し、PACS 課題における遅延期間中の活動の変化が、すべて target のコードを連想した結果であるとは言い切れない。例えば、文献 [5] で時間経過が示されているニューロンの場合、最適図形を cue 提示したときの活動の抑制は、d2 の最初、すなわち色スイッチの直後から生じているし、最適図形の対図形を cue 提示したときも d2 の最初で活動が増えている。DPA 課題の場合、TE 野における target の連想は cue 提示



(a) cue として最適図形提示時



(b) cue として最適図形の対図形提示時

図 4.2: 各課題の遅延時間におけるニューロンの発火頻度 (Naya ら [5] より引用)

後ある程度時間をかけて徐々に行われる [4] から、色スイッチによって cue のコードが保持された状態から target をコードする状態へ一気に変化するとは考え難い。したがって、色スイッチ直後の活動変化には、何か別の原因があると思われる。

これに関連して、我々は次の点に注目した。

3. 最適図形の対図形を cue とする DMS 課題において、一部のニューロンは、d1 期にはほとんど活動を示さないにもかかわらず、d3 期での活動は大きく活動している。

DMS 課題では target は cue と同じ図形であるから、このような活動変化は target の予測では説明がつかない。これらの問題については、4.4.3 で改めて考察する。

4.2.2 文脈依存的連想に関する問題点

第 2 章において、Sakai と Miyashita [3] の実験結果に対する計算論的な考察を基に、対連合記憶の神経回路モデルを構築した。このモデルは、生理学的に無理のない動作原理を用いて、DPA 課題を学習し実行するだけでなく、上述の pair-recall ニューロンなど IT 野ニューロンの活動をうまく再現することができた。また、嗅皮質 (嗅周皮質と嗅内皮質) の破壊実験などに関する知見を説明するとともに、TE 野のニューロン活動に関していくつかの現象を予測した。そして第 3 章において、この予測のうちのいくつかは、最近行われた Naya ら [4] の実験によって実証された。これらの点から、このモデルは、IT 野における DMS および DPA 課題の学習及び実行のメカニズムを説明するモデルとして極めて有力と言える。

しかしながら、これを上述の PACS 課題に適用するためには、どのようにして色信号によって課題を切り替えるのか、という問題を解決しなければならない。この問題は、文脈に依存して異なる target を連想するにはどうすればよいか、と一般化することができ、根本的には文脈情報をどのように表現し連想回路に組み入れるかという問題である。

その解決手段として最も単純なのは、課題ごとに別の回路網を用意し、それを切り替えて使うという方法であろう。しかし、上記の実験データは、同じニューロンが DMS 課題にも PACS 課題にも用いられることを示唆している。また、同じ色と図形が

両方の課題で用いられているので、単純に色に応じて別々の回路網を用いているとは考えられない。

次に考えられる手段は、cue(図形)を表現するパターンに文脈(色)を表現するパターンを連結し、cueと文脈の組み合わせに応じて異なるtargetを連想する方法である。この方法は、これまで文脈を扱う神経回路モデルにおいて主に用いられてきたものであるが、一つの重大な欠点がある。それが1対多対応の問題である。この問題は、森田ほか[33]で詳細に論じられているので、ここではPACS課題を例に簡単に説明する。

いま、 G_1 と C_1 とが対をなしており、前者がcueとして与えられたとしよう。このとき、色信号がgreenのままであれば G_1 がtargetであり、cyanに変われば C_1 がtargetとなる。したがって、green及びcyanを表すパターンをそれぞれ G_1 及び C_1 を表すパターンと連合すれば、色信号に応じて正しいtargetが連想できるように思われる。しかしながら、greenやcyanと連合されるのは G_1 と C_1 だけではなく、図形対の数だけある。このように色信号がtargetと1対 l ($l \leq 2$)に対応していると、色信号単独でtargetを想起できないだけでなく、 l がごく小さい場合を除き、どの色信号から連想されるパターンも平均化されて類似してしまい、ほとんど無意味になるのである。

この問題は根が深く、文脈による修飾をこのような形で扱おうとする限り避けられない。実際、構成した対連合記憶モデルにおいて、連合回路の一部が色信号をコードするようにした上でPACS課題に適用したところ、5組以上の図形はどうしても学習することができなかった。この問題を解消するためには、色信号とtargetのコードとを直接的に連合することなく、cueのコードを修飾することによって間接的に想起するtargetを切り替えなければならない。そして、これを可能にする文脈修飾の手法が、次に述べる選択的不感化である。

4.2.3 細胞の選択的不感化

ここで言う不感化とは、細胞の感度、すなわち入力の変化に対する出力の変化が0になることであり、選択的不感化とは、神経回路を構成する細胞の一部を文脈に応じて選択的に不感化する手法である。式で表すならば、 i 番目の細胞の出力を x_i 、入力

(連続時間モデルの場合は内部ポテンシャル)を u_i , 感度を g_i としたとき

$$x_i = g_i \cdot (f(u_i) - \bar{x}_i) + \bar{x}_i \quad (4.1)$$

となる。ここで、 \bar{x}_i はこの細胞の平均出力レベル、 $f(u)$ は出力関数である。 g_i は0または1をとるが、 $g_i = 1$ のときは通常の細胞と同じく $x_i = f(u_i)$ であり、 $g_i = 0$ のときが不感化された状態である。

こうした操作を加えることによって、回路への入力が同一であっても出力パターンを文脈に応じて変えることができる。しかも、文脈信号は g_i を変えるだけであり、出力パターンと直接連合しているわけではないから、前述の1対多対応問題は生じない。但し、このような修飾による出力パターンの変化はわずかであるから、文脈ごとに異なる target を連想するためには、その変化を拡大する仕組みが必要である。また、文脈が変化すれば不感化する細胞も変わるが、この変化に対応するためには不感化した細胞も入力を受けつづけなければならない。

これらの条件を満たすものとして、非単調神経回路網によって形成された軌道アトラクタを用いて target を連想するモデルが提案されている [33]。このモデルは、文脈や連合の数の制限を受けることなく文脈依存的連想が実現できるだけでなく、文脈信号の切り替えによって回路網の状態を保持したり次々と状態遷移させたりすることができ、したがって上述の PACS 課題を実行することも可能である。

しかしながら、このモデルは回路網を構成する細胞として非単調素子を用いており、2.2.2でも述べたように脳のモデルとしては不適當である。また、課題の学習には外部から適切な学習信号を与える必要があり、このモデル単独では課題を学習する能力がない。

一方、第2章で構成した対連合記憶モデルは、IT野のモデル化を念頭に構築されたものであって、生物学的に無理な点はないし、単独で DPA 課題を学習する能力を備えている。また、軌道アトラクタに沿って状態遷移することによって target を連想する点は非単調神経回路モデルと同じである。したがって、残る問題は、選択的不感化が脳で用いられているかどうかである。著者らは実際に用いられていると考えているが、その根拠は以下の通りである。

4.2.4 選択的不感化理論の生理学的根拠

神経回路網によって文脈依存的連想を実現するためには、計算論的に選択的不感化が必要だと考えられることは既に述べた。ほかにも1対多対応問題を解消する手段があるかもしれないが、これ以上単純な方法があるとはとても思えない。脳がわざわざ複雑な方法を用いるとは考えにくいから、もし生物学的に困難な点がなければ、この方法を用いていると考えるのが妥当であろう。そこで、ここでは生物学的な実現可能性や生理学的妥当性を論じる。

まず、脳内で不感化を実現するメカニズムとして、以下のような候補が挙げられる。一つは、シナプス前抑制である。これによってシナプスにおける信号伝達が阻害されるから、入力に対する感度を低下させることが可能である。もう一つは、ドーパミンなどの神経修飾物質であり、これによって入力に対する感度または出力のゲインが調節されていることも考えられる。また、多層構造をした大脳皮質内の局所神経回路がゲイン調節またはゲーティングの機能を果たしている可能性も十分にある。さらに、これらのメカニズムを必要としない、より単純な方法もある。それは、強い抑制を加えることによって不活化することである。

不活化とは、式(4.1)の x_i (≤ 0 とする)を入力に関係なく0にすることであり、不感化と等価ではない。しかしながら、細胞の平均活動レベル \bar{x}_i が0ならば両者は同じであるし、0でなくても十分小さければ、ほぼ同等な効果を得ることができる。そして、一般に脳のニューロンの活動レベルはかなり低い。特にIT野ニューロンの場合、一つのニューロンはごく少数の図形にしか反応を示さない、逆に言えば各図形のコードはスパースなパターンであることが知られている。したがって、多くの場合、不活化によって不感化を代替することが可能であり、後述のモデルでもこの方法を用いている。

次に、前頭前野のニューロンは、しばしば同じ刺激が与えられても課題や行動の種類、報酬の有無などによって異なった活動を示すが、その多くが選択的不感化によって説明できる。例えば、Watanabe [34]の実験において、特定のcueに対して、報酬が期待できる場合のみ、または期待できないときのみ反応するニューロンが観察されているが、これは報酬の有無を文脈とする不感化によって解釈可能である。また、Hoshiら [35]やWhiteとWise [36]では、同じ刺激群に対して2種類の課題を適用す

る実験を行っているが、いずれの実験でも一方の課題でのみ刺激選択性を示すニューロンが観測されている。これは、課題の種類を文脈とする選択的不感化と解釈できよう。

但し、これらのニューロン活動に対して別の説明をすることも可能であり、選択的不感化理論の実験的根拠として弱いことは否定できない。そこで、IT野ニューロンの活動をこの理論に基づくモデルと比較することによってより強い根拠を得ようというのが、本章の一つの大きな目的である。

4.3 モデル

以上の背景の下に、PACS課題を遂行する神経回路モデルを構築した。本モデルは、基本的に第2章で構成した対連合記憶モデルに色信号による選択的不感化を導入したものである。以下では対連合記憶モデルと異なる点を中心に説明する。

4.3.1 構造とダイナミクス

図4.3は、モデル全体の構造を示したブロック図である。モデルは N_1 と N_2 の二つの回路網から構成されている。 N_2 は、図形刺激に相当する刺激パターン s をモデルの外部から受けるとともに N_1 の出力 x を受けて学習信号 r を生成し、それを N_1 に戻す。本来 s は N_1 にも入力されるべきであるが、ここでも単純化のためこの直接入力(図の破線)は省略し、 N_2 を経由して外部からの入力刺激を受けようとした。以上は対連合記憶モデルと同じであるが、このほかに色信号 c が N_1 に対して入力され、これによって N_1 の一部が不感化される。

回路網 N_1 は、図4.4に示すように、興奮性細胞 C_i^+ と抑制性細胞 C_i^- ($i = 1, \dots, n$)からなるユニットが相互に結合した構造をしている。 C_i^+ は N_2 の出力 r_i 及び他のユニットからの再帰的な入力を受けて x_i を出力し、それがユニットの出力となる。 C_i^- は他のユニットからの入力に応じて y_i を出力し、 C_i^+ をfeedforwardに強く抑制する働きがある。また、ユニットの不感化は、 C_i^- が大きな入力を受けて C_i^+ を不活化することによって実現する。

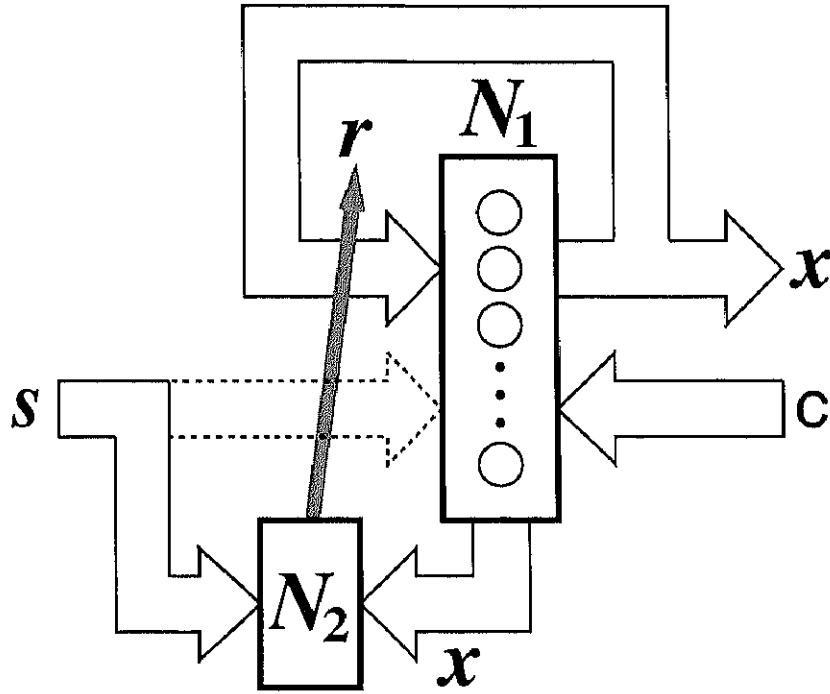


図 4.3: モデルのブロック図

以上を式で表すと,

$$y_i = f \left(\sum_{j=1}^n w_{ij}^- x_j + \zeta c_i - \theta \right) \quad (4.2)$$

$$\tau \frac{du_i}{dt} = -u_i + \sum_{j=1}^n w_{ij}^+ x_j - w_i^* y_i + \lambda r_i \quad (4.3)$$

$$x_i = f(u_i) \quad (4.4)$$

となる. ここで, w_{ij}^+ と w_{ij}^- はそれぞれ j 番目のユニットから C_i^+ および C_i^- へのシナプス荷重, w_i^* は C_i^- から C_i^+ への抑制性シナプスの効率, u_i は C_i^+ の平均膜電位, c_i は i 番目のユニットが受ける色信号を表す. また, λ は N_2 の出力 r の入力強度, τ , ζ , θ は正の定数, $f(u)$ は 0 から 1 の値をとるシグモイド関数である (a は正定数).

回路網 N_2 は, 2.4.2 と同様であるので, ここでは動作式だけを示す.

$$\tau \frac{dv_i}{dt} = -v_i + \sum_{j=1}^n p_{ij} s_j + \sum_{j=1}^n q_{ij} x_j - \rho \sum_{j \neq i} r_j + \sigma r_i + h \quad (4.5)$$

$$r_i = f(v_i) \quad (4.6)$$

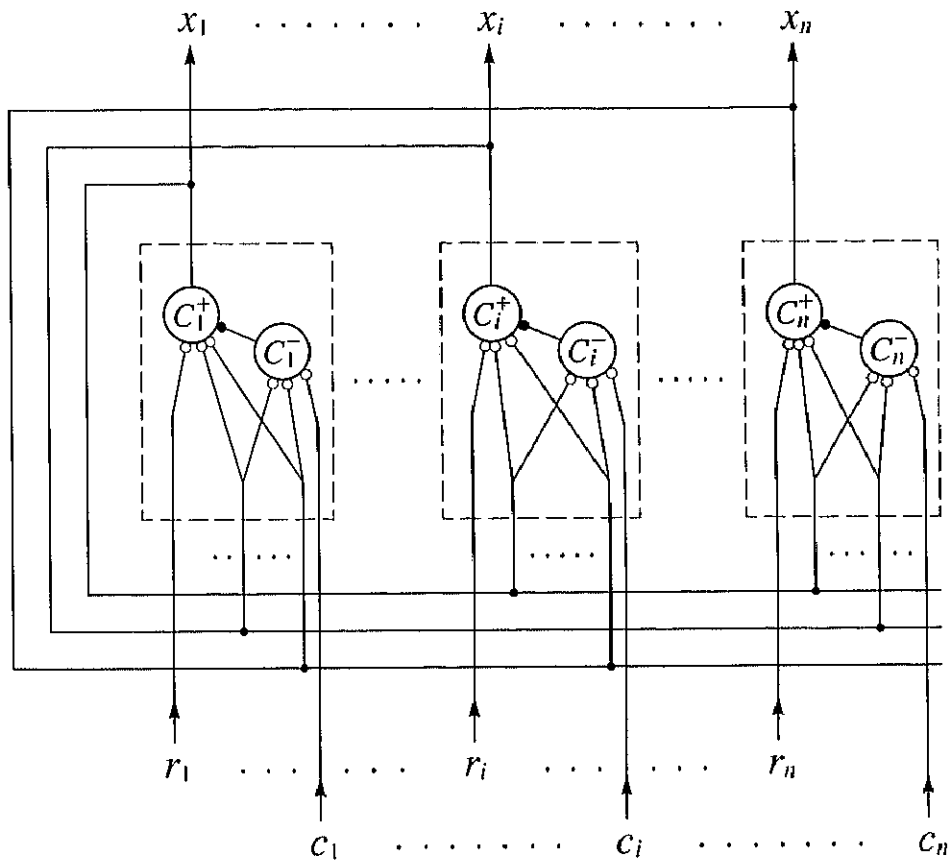


図 4.4: 記憶回路の構造

4.3.2 図形及び色刺激の表現

l 組の図形対 $(G_1, C_1), \dots, (G_l, C_l)$ に相当する刺激パターンの対を $(s^1, s^2), \dots, (s^{2l-1}, s^{2l})$ としよう. s^μ は成分が 0 または 1 のランダムかつスパース (0 をとる成分が多い) なパターンとする. これらは本モデルでは N_2 で変換されて n 次元のパターン r^1, \dots, r^{2l} となってから N_1 に入力され, x と r^μ の相関が大きくなるように学習されるから, r^μ を N_1 における図形のコードとみなすことができる (以下, x と r の類似性を言うときには, 両者の相関の大きさのみを考え, ベクトルの大きさの違いは無視する).

但し, これらは図形の形だけを表しており, 色は別に N_1 のどのユニットが不感化されるかによって表現される. 具体的には, 不感化されるユニットを 1, そうでないものを 0 で表し, $c = (c_1, \dots, c_n)$ をモデルにおける色信号とする.

生理実験で用いられたのは green と cyan の 2 色であるが, これをそれぞれ c^1 及び

c^2 で表そう。以下のシミュレーションでは不感化されるユニットを全体の 0.3 と設定したので、 c^1 と c^2 は $0.3n$ 個の成分が 1 で残りが 0 のパターンである (1 をとる成分はランダムに選ぶ)。なお、 c^1 と c^2 は 1 の成分が $1/3$ 重なるようにしたが、その割合に特に意味はない。

また、遅延期間 d_3 において色信号が gray になるが、このとき $c = 0 \equiv (0, \dots, 0)$ 、すなわちどのユニットも不感化しないものとする。これは、gray は無色であるからというより、 d_3 以降ではサルにとって図形の形だけが問題であって、色信号は無視してよいからである。なお、 d_3 期において d_1 期や d_2 期と同様に不感化を行っても、モデルの全体の挙動はほとんど同じである。

4.3.3 課題の学習

本モデルの学習は、モデルの各細胞が式 (4.2) ~ (4.6) に従って動作するのと並行して、 N_1 のシナプス荷重を次式に従って修正することによって行う。

$$\tau' \frac{dw_{ij}^+}{dt} = (1 - c_i)(-w_{ij}^+ + \alpha r_i x_j) \quad (4.7)$$

$$\tau' \frac{dw_{ij}^-}{dt} = (1 - c_i)(-w_{ij}^- - \beta_1 r_i x_j + \beta_2 x_i x_j + \gamma) \quad (4.8)$$

ここで、 τ' は τ に比べて十分に大きい時定数、 α 、 β_1 、 β_2 は正の学習係数で $\beta_1 < \beta_2$ を満たす。 γ は正の定数で、ユニット間の一様な側抑制を表す。学習係数 α は x_i の減少関数とした方が学習性能が高いため、ここでも

$$\alpha = \begin{cases} \alpha'(\kappa - x_i) & (x_i < \kappa) \\ 0 & (x_i \geq \kappa) \end{cases} \quad (4.9)$$

とする ($\kappa \equiv \beta_1/\beta_2$ 、 α' は正定数)。

これを用いて図 4.5 に模式的に示すようにアトラクタを形成するのが、本モデルにおける学習の目的である。この図で、 r^1 、 r^2 、 $r^1(c^1)$ 、 $r^2(c^1)$ 、 $r^1(c^2)$ 、 $r^2(c^2)$ の 6 点は点アトラクタ、 $r^1(c^2)$ から $r^2(c^2)$ 及び $r^2(c^1)$ から $r^1(c^1)$ へ向けての矢印はその方向の軌道アトラクタを表す。ここで、 $r^\mu(c^\nu)$ は状態 r^μ に色信号 c^ν による不感化が加わった状態、すなわち $((1 - c_1^\nu)r_1^\mu, \dots, (1 - c_n^\nu)r_n^\mu)$ である。このようなアトラクタを形成するため、具体的には次のような手順で学習を行う。

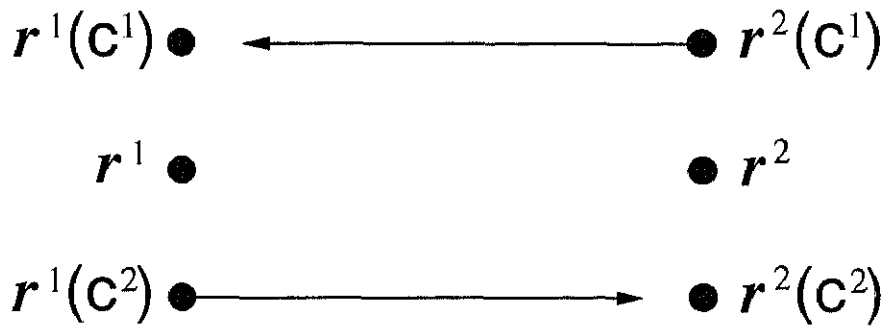


図 4.5: アトラクタの模式図

まず最初，休止状態（すべての細胞の出力がほぼ0の状態）において， s^1 をある一定時間だけモデルに入力する．このとき，色信号 c^1 は入力しない ($c = 0$)．これによって，学習完了時には r^1 （正確にはそれに非常に近い状態）が点アトラクタとなる．引き続き s^1 を入力しつつ色信号 c^1 をある時間（短時間でよい）入力する．これにより $r^1(c^1)$ も点アトラクタとなる．

次いで入力を s^2 に変え，同時に色信号も c^2 に切り替える．この状態を比較的長い時間保つと， N_1 と N_2 の相互作用によって r は r^1 から連続的に r^2 に近づいていくが，この間 N_1 は c^2 による不感化を受けているので， $r^1(c^2)$ から $r^2(c^2)$ に近い状態へ至る軌道アトラクタが形成される．

さらに，モデル全体を休止状態にリセットした上で， s^1 と s^2 及び c^1 と c^2 を入れ替えて同様に入力する．再び回路網の状態をリセットし， (s^3, s^4) の対について同様に学習する．以下同様に，すべてのパターン対について順に入力するが，これを適当な回数だけ繰り返せば，学習は完了である．

4.3.4 課題の実行

課題の実行は，基本的に N_1 だけで行われる．但し簡単のため，刺激パターン s^μ からそのコード r^μ への変換は N_2 を用いて行う．以下では， s^1 を cue とした場合を例にとって，学習後のモデルの課題実行の過程を説明する．

まず， s^1 を cue 入力し，同時に（または後から）色信号 c^1 を与えると， N_1 の状態は $x \simeq r^1(c^1)$ となるこの状態は点アトラクタであるから，cue 入力が終わっても同じ状

態が維持される。これが遅延期間 $d1$ に相当する。

DMS 課題の場合、 $d1$ 期が終わると $c = 0$ となるが、 r^1 も点アトラクタなので $x \simeq r^1$ になるだけである。この状態で test 刺激として s^1 が再度入力されれば、 s^1 をコードするユニットが非常に強く反応するから、target を容易に識別することができる。

一方 PACS 課題の場合、 $d3$ 期になる前に c が c^2 に切り替わる。 x はそのすぐ後に $r^1(c^2)$ に変化するから、その後軌道アトラクタに沿って徐々に遷移し、 $r^2(c^2)$ に比較的近い状態 $r^{2'}(c^2)$ に達する。 $d3$ 期で $c = 0$ になった直後の状態はアトラクタではないが、 r^2 が点アトラクタであることから、 x は r^2 に近づいていくか、少なくとも $r^{2'}(c^2)$ 付近にしばらく留まると考えられる。いずれにせよ x は r^2 に比較的近いから、その状態で test 刺激として s^2 すなわち target を入力したならば、他の test 刺激を入力したときよりもユニットの反応が強いことが期待できる。

4.4 シミュレーション実験と考察

4.4.1 方法

本モデルの動作を確認するために、計算機シミュレーションを行った。モデルのサイズ (N_1 のユニット数) は $n = 1000$ 、学習するパターン対の数は $l = 12$ とし、各パラメータは次のように設定した。

$$c = 10, \tau' = 50000\tau, \theta = 2.1, w_i^* = 10, \lambda = 0.3, \zeta = 0.15,$$

$$\alpha' = 50, \beta_1 = 25, \beta_2 = 50, \gamma = 0.05, \rho = 0.0105, \sigma = 0.6$$

また、学習時の cue パターンの入力時間は 13τ 、その対パターンの入力時間は 10τ とし、各パターン対について 20 回ずつ学習した。

学習終了後、モデルに PACS 課題と同様の手順で cue および test パターンを与え、target が識別できるかどうかを調べた。具体的には、例えば s^1 を cue パターンとする DMS 課題の場合、まず 5τ の間 s^1 を cue 入力し、 13τ の遅延期間 $d1$ 、 5τ の遅延期間 $d3$ の後 test パターンを 5τ ほど入力する。ここで test パターンは cue と同色の図形に対応するパターン、すなわち s^1, s^3, \dots, s^{23} のいずれかである。また、色信号 c は $d3$

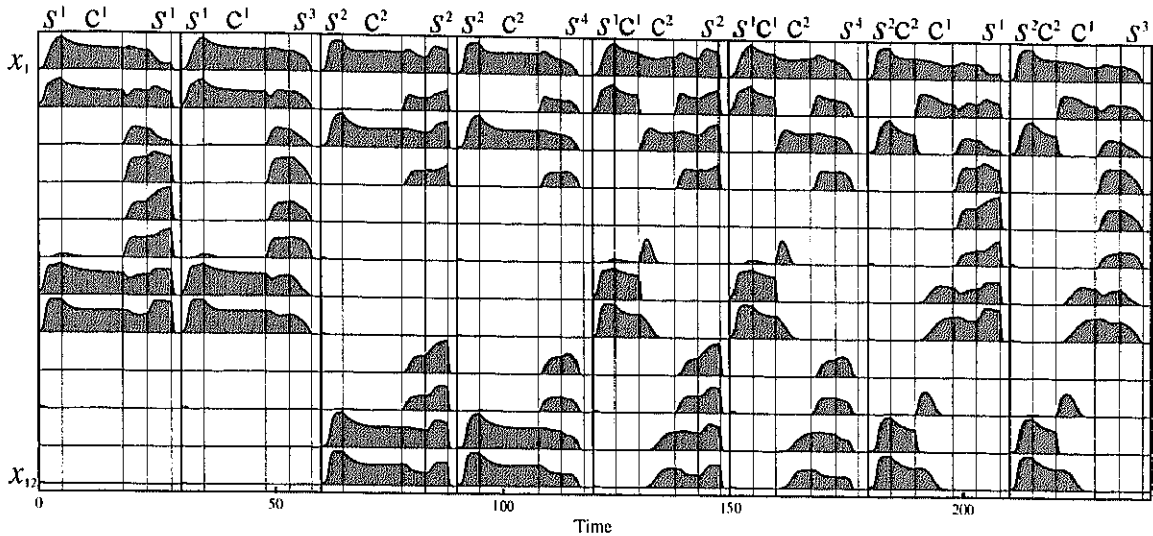


図 4.6: 学習後のモデルの挙動

の間 0 である以外，常に c^1 が与えられる．PACS 課題は， $d1$ 期が 5τ ほど続いた後 8τ の遅延期間 $d2$ をはさんで $d3$ となること，test パターンは s^2, s^4, \dots, s^{24} のいずれかであること，及び $d2$ 期と test 入力時に $c = c^2$ であることが DMS 課題と異なる．

4.4.2 結果

各課題について 24×12 回の試行を繰り返し，すべての cue および test パターンの組み合わせを調べた．そのうち 8 試行についての結果を図 4.6 に示す．この図は， s^1, s^2 のいずれかをコードするユニットの中から特徴的な活動を示すものを 12 個適当に選び，出力値の時間変化をプロットしたものである．最初の 4 試行が DMS 課題，残りの 4 試行が PACS 課題であり，cue パターンは第 1, 2, 5, 6 試行では s^1 ，第 3, 4, 7, 8 試行では s^2 である．また，奇数番目の試行は test パターンが target に一致する match 試行であり，偶数番目は nonmatch 試行である．

このグラフから，DMS 課題では，cue 入力によって生じた活動パターンが遅延期間中も維持されるのに対し，PACS 課題では $d2$ 期に活動パターンが変化し，cue パターンの対パターンを cue 入力したときの反応に近づいている様子が読みとれる．また， $d3$ 期に強く活動しているユニットは，target パターンを test 入力したとき，出力をさらに増加させるのに対して，target でないパターンを test 入力したときには出力が減少することがわかる．

test パターンが target に一致する場合とそうでない場合のモデル全体の反応の違いを示したのが図 4.7 である。(a) ~ (d) はそれぞれ第 1, 2, 4, 5 試行の test 入力期の最後における全ユニットの出力値のヒストグラムである。両課題とも、match 試行の方が nonmatch 試行よりも大きな出力のユニットの数が多いことがわかる。0.5 以上を出力するユニットの数で比較すると、前者は後者の 1.7 倍以上であり、このような分布の違いを用いれば、すべての試行において target を正しく識別できることが確かめられた。

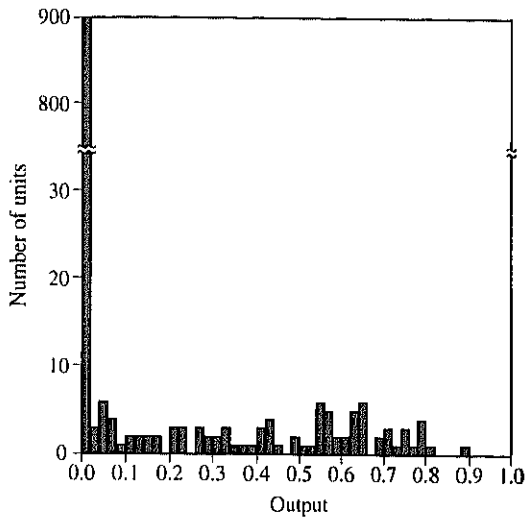
4.4.3 考察

図 4.8 は、 s^1 , s^2 をコードするユニットのうち適当に 20 個選び、図 4.2 と同様にグラフ化したものである。但し、(a) は s^1 , s^2 の中で各ユニットがコードしている刺激パターン (複数あるときは最大の反応が生じるもの) を cue とした場合、(b) はその対パターンを cue とした場合であり、d1 及び d3 期が終わる時点での値がプロットされている。

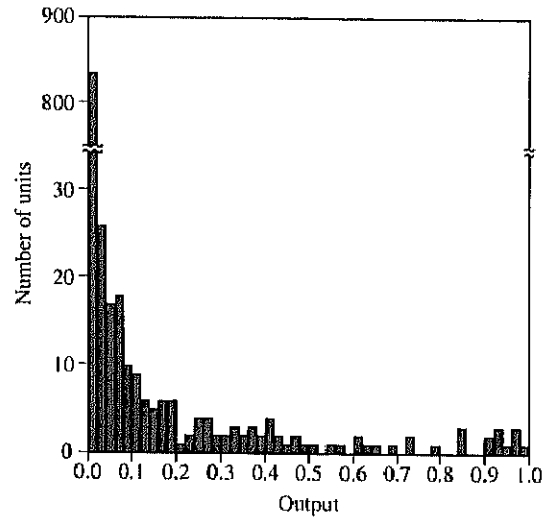
この図を図 4.2 と比較すると、定性的にはかなりよく一致することがわかる。特に注目すべき点は、(a) の DMS 課題において、d3 期での活動が d1 期よりかなり大きいものがあることである。このような活動の増加は、すべて不感化からの解放によって生じており、これによって 4.2.1 で述べた疑問点 3. に対する一つの解答が与えられる。

例えば、図 4.6 の 5 番目のユニットは、本来 s^1 をコードするものであるが、 s^1 を cue として与えても、両課題の d1 期には色信号 c^1 によって不感化されている。また、 s^2 はコードしていないので、PACS 課題の d3 期には活動しない。しかしながら、DMS 課題の d3 期には c^1 による不感化を受けなくなるため、 s^1 をコードする他のユニットからの入力によって活動するのである。また、3 番のユニットは、 s^1 と s^2 の両方をコードするが、 c^1 による不感化を受け、 c^2 による不感化は受けない。そのため、d1 期には活動しないが、d3 期にはどちらの課題でもある程度の活動を示す。

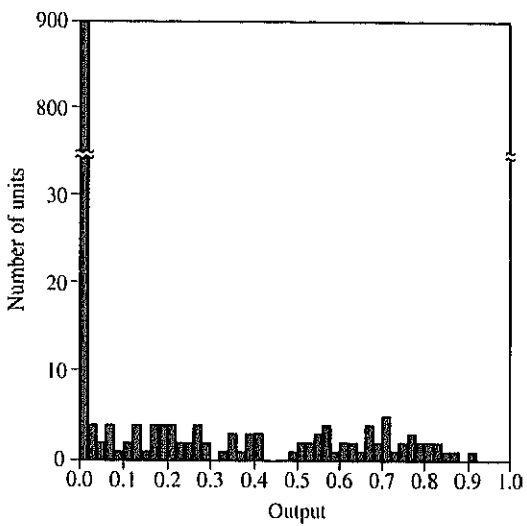
同様に、pair-suppression 及び pair-recall 効果に関する疑問点も、本モデルによって説明される。例えば、 s^1 のみをコードし、かつ c^2 による不感化を受けている 7 番のユニットは、 s^1 を cue とすると色スイッチの直後に活動が急激に低下するが、 s^2 が cue の場合には d2 期に活動が徐々に増加している。これに対して、 c^1 , c^2 のいずれによっ



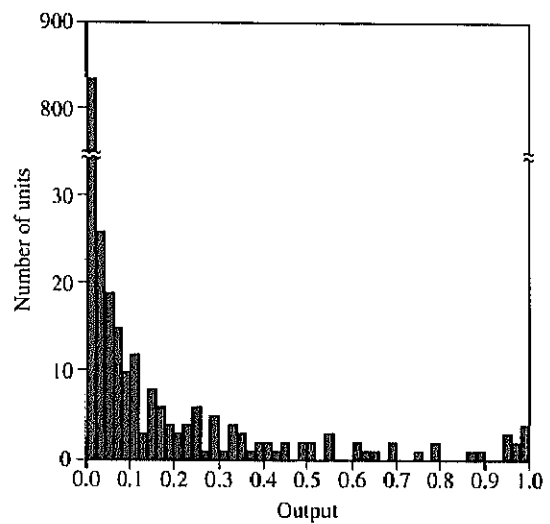
(a) DMS の match 入力時 (第 1 試行)



(b) DMS の nonmatch 入力時 (第 2 試行)

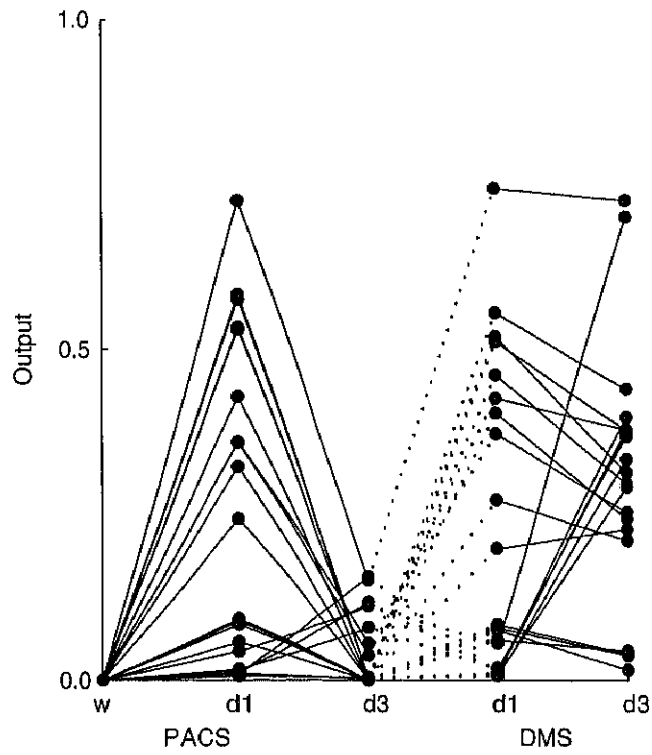


(c) PACS の match 入力時 (第 4 試行)

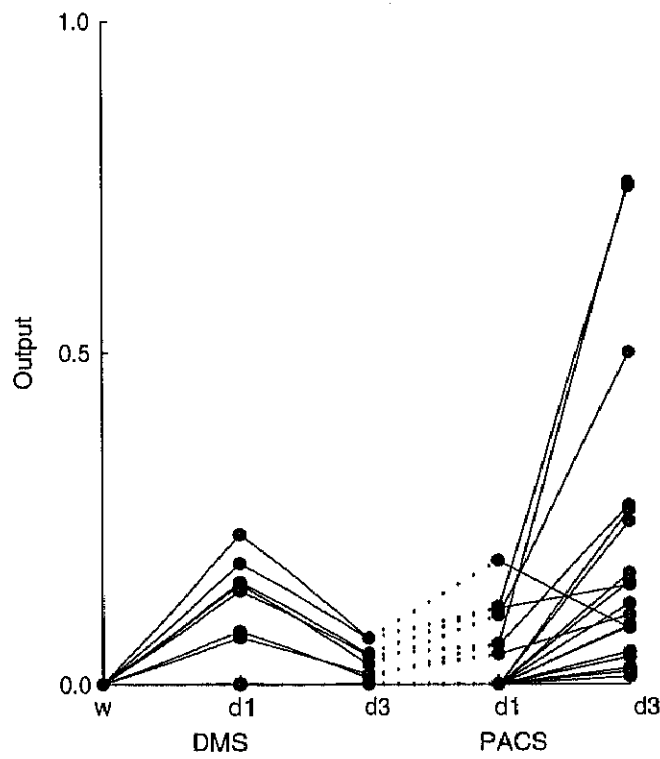


(d) PACS の nonmatch 入力時 (第 5 試行)

図 4.7: ユニットの出力値の分布



(a) cue として各ユニットがコードするパターンを入力した場合



(b) (a) の対パターンを入力した場合

図 4.8: 各課題の遅延時間におけるユニットの出力値

でも不感化されないユニット(8番や12番)は、DPA課題における pair-recall ニューロンと同様に、色スイッチの後しばらくしてから活動が変化している。つまり、色スイッチ直後のニューロン活動の変化は、色信号による不感化またはそれからの解放によって生じ、その後の変化は target の想起に伴って生じると考えられるのである。

このように、本モデルにおける遅延期間中の活動の変化には感度変化と状態遷移という2つの要因があり、cue 及び target をコードするかどうか、2種類の色信号による不感化を受けるかどうかの組み合わせに依存していくつかの活動変化のパターンがある。図4.8と図4.2の一致は、観測されたIT野ニューロンの活動がすべてこれらの変化パターンのいずれかによって説明されることを示唆している。

最後に、具体的にこのモデルから導かれる予測をいくつか挙げる。

1. s^1 を cue とする PACS 課題において遅延期間中に活動が増加するユニットには、

(a) d2期の最初に活動が急増するもの(3番)

(b) d2期の途中で徐々に増加するもの(11番や12番)

(c) d3期になってはじめて活動が増えるもの(4番や9番や10番)

の3種類がある。Nayaらの論文にはd2期の活動が1例しか示されていないが、IT野の pair-recall ニューロンにもこの3種があるはずである。

2. このうち(a)は、 s^2 を cue とする PACS 課題において、d2期の最初に活動が急減し、(c)は全く活動しないか、d2期に一時的に活動が出るか、もしくはd3期に活動が増加する。また、(a)及び(c)は、それぞれ s^1 及び s^2 を cue とする DMS 課題において、d1期には活動せずd3期に活動が増加する。(b)についてはあらゆる場合がありうる。これと同じ関係がIT野ニューロンの場合にも成り立つであろう。

3. s^1 を cue としたとき、DMS 課題においてd3期に活動が増加するユニットのうち、PACS 課題においてd2期の最初にだけ活動するものがある(6番)。これは、 s^1 をコードするが c^1 によって不感化され、 c^2 によって不感化されないが s^2 はコードしないユニットである。これと同じ活動を示すニューロンは、仮に

cue 図形 (G_1) を別の色 (cyan) に変えて提示したならば、強く反応するはずである。但し、このようなニューロンは cue 図形 (G_1) にも対図形 (C_1) にも反応しないから、観測される可能性は低い。

4. この PACS 課題を習得したサルに、色の要素を除いた(もしくは、課題では使われていない色に変えた) 同じ図形を単に提示したならば、課題時には不感化によって活動しなかったニューロンが、不感化が生じないことによって活動する様子を捉えることができるかもしれない。