

第 5 章

結 論

5.1 本研究のまとめ

本研究では，遅延対連合課題における生理データを基に，計算論的観点から対連合記憶の神経回路モデルを構成した．また，このモデルの動作を解析し，いくつかの生理データと比較検討することによって，提案した仮説を検証し，考察を行った．以下に本研究の結果をまとめる．

第 2 章では，まず，Sakai と Miyashita [3] が行った遅延対連合課題を用いた実験を取り上げ，そこで得られた記憶の形成と想起過程に関連したニューロン活動を基に，計算論的観点から対連合記憶を実現する原理を検討した．その結果，興奮性と抑制性の細胞から成る feedforward 抑制型回路に適切な学習信号を与えれば，実現できることがわかった．次に，実際の生理実験を考慮した上で，そのような学習信号を生成する方法を検討した．その結果，feedforward 抑制型回路とは別の神経回路を加え，二つの回路の相互作用があれば，目的とする学習信号が比較的簡単に生成できることがわかった．

以上の検討のもと構成した二つの回路網から成る神経回路モデルは，対連合課題を遂行でき，サルの下側頭葉のニューロン活動をうまく再現できることが，計算機シミュレーションによって示された．また，このモデルに基づいて，側頭葉の構造と機能について考察するとともに，いくつかの予測を導出した．

第 3 章では，構成した対連合記憶モデルの妥当性を調べるため，Naya ら [4] が行った生理データに対する解析をモデルに適用した．この解析は，想起の時間特性に関する

るものであったが、モデルから得られた結果は、生理実験の結果と非常によく一致した。これによって、第2章で提案した「嗅周皮質からのフィードバックを学習信号としてTE野に軌道アトラクタが形成される」という仮説が実証されるとともに、いくつかの予測を確かめることができた。

第4章では、対連合記憶モデルの妥当性を更に検証すること、および、脳における文脈情報処理メカニズムについて検討するため、Nayaら[5]が行った文脈に依存して選択すべき対象が変わる記憶課題に対して対連合記憶モデルの応用を試みた。具体的には、従来の文脈情報表現の問題点を検討し、それを解決する手法として、生物学的にも実現可能な選択的不感化原理をモデルに適用した。そして、この選択的不感化原理を導入したモデルによって、文脈依存的記憶課題が遂行できること、また、サルの側頭葉ニューロンの活動が再現できることを示した。このことは、脳内で同様の原理が用いられていることを示唆している。

以上のように、本研究では、計算論的アプローチによって、理論と実験を結びつけた点で、今後の両分野の研究に大きな意義があると思われる。また、本モデルのように対連合課題を遂行し、かつ課題時のサルの側頭葉ニューロン活動を再現できるようなモデルは著者らが調べた限り他に存在していない。このことから考えても本研究は記憶メカニズムの解明に大きく貢献できるものと思われる。

5.2 今後の課題と展望

本研究は、記憶メカニズムの解明に対して、ある程度の成果を得ることができた。ただし、当然のことながら、本モデルがすべての事象を説明できるわけではなく、まだ数多くの課題が残されている。最後に、これらについていくつかを列挙するとともに、今後の研究の展望について述べることにする。

まず、記憶の構造化の問題である。これは、記憶がどのような情報で蓄えられるのかという長期記憶の形成過程における大きな問題の一つである。

これに関連して、下側頭葉ニューロンは図形的特徴に選択的に反応するため、図形はそれぞれ別の活動パターンにコードされているが、図形が何度も提示されると、提示した順番が近いほど似た活動パターンにコードされていく[11]という報告がある。

また、これと同様に、遅延対連合課題においても、時間的に近く提示される対図形はそれぞれ似た活動パターンにコードされていき、これにともなって、pair-codingニューロンが発現する。この学習過程におけるpair-codingニューロンの比率の増加は、構造化の問題と関連して重要であるが、現在のモデルはこの点の扱いが不十分である。

これを解決するには学習信号生成回路の修正が必要であると考えているが、側頭葉内側部に位置する海馬がこの問題に関係しているという知見 [37] もあり、海馬を含めたモデルへの拡張が必要になってくるかもしれない。

また、本研究で扱ったモデルは、主にTE野のニューロン活動を説明する目的で構築されたものであり、嗅周皮質のニューロン活動を説明するモデルとしては不十分である。

これに関連して、EricksonとDesimone [38] は、嗅周皮質ニューロンの遅延期間中の活動が対連合学習の初期段階ではcueを反映しているが、学習が進むとtargetを予測する成分を多く含むようになることを示している。また、Tokuyamaら [39] はBDNF(脳由来神経栄養因子) 遺伝子の発現を調べ、対連合学習の際に嗅周皮質のシナプス可塑性が高まることを示す結果を得た。これらの知見から、TE野での記憶形成に先行または並行して、嗅周皮質における学習がなされていると考えられる。

従って、嗅周皮質(特に36野)のニューロン活動を完全に説明するためには、モデルの N_2 に関して構造の修正や可塑性の導入が必要と考えられるし、側頭葉のさらに内側部(嗅内皮質など)に対応する回路網を付加する必要があるかもしれない。

そのほかにも、本研究で提案したTE野に軌道アトラクタが形成されるという原理がサルの課題遂行や脳の情報処理においてどのような意義を持つのか、という情報処理的意義の問題がある。

単に対連合課題を実行するだけなら、軌道アトラクタは全く必要ではなく、別の仕組みも考えられる。このような疑問に対して、残念ながら本研究では満足のいく解答を与えることができない。本モデルの妥当性を示し、脳の情報処理原理を解明するためにも、この問題について考えることが、今後特に必要である。

また、前頭葉は非常に多くの事象に関連して活動し、霊長類の高度かつ柔軟な情報処理能力に非常に関与しているが、そのメカニズムに関してはまだ多くが謎である。

これに関連して、4.2.4でも述べたように、前頭葉では文脈に関連した神経活動が観察されている [34, 35, 36]。また、前頭葉と IT 野を直接結ぶ鈎状束と呼ばれる線維連結を切断すると対連合課題の学習に障害を受けるという報告がある [40]。更に、前頭葉からの信号によって、下側頭葉の記憶の想起が行われるという興味深い知見 [41, 42] も得られている。

本研究はこれらの知見をすぐに説明できるわけではないが、本研究で構成したモデルを応用することで、これらの前頭葉機能をモデル化できるかもしれない。

以上のような課題を含めて、記憶のメカニズムの解明は当然のことながら簡単に達成できることではない。これを実現するためには、更に多くの生理学的・心理学的実験によるデータの蓄積と計算論的考察が必要になる。

本研究が理論的・実験的研究の進展に貢献し、記憶のメカニズムの解明に繋がることを期待して、論文の結びとする。