解 説

側頭葉のアトラクターネットワークの双安定性

岡田 真人^{*1}, 平野 あや^{*2}, 上江洌 達也^{*2}(独) 理化学研究所 脳科学総合研究センター, (独) 科学技術振興機構 さきがけ 21^{*1},
奈良女子大学大学院 人間文化研究科^{*2}

相関型連想記憶モデルは、当初ヒトの行動レベルでの記憶現象を説明するモデルとして提案された。その後、Rolls によって海馬 CA3 回路が自己相関型連想記憶モデルとして働くという仮説が提案され、連想記憶モデルがヒトの行動レベルのマクロなモデルだけでなく、電気生理的に観測できるニューロンのレベルの神経回路モデルとなった。最近では、連想記憶モデルは高次視覚野である側頭葉の知見を説明するモデルとしても注目をされている。本解説では、連想記憶モデルを用いて側頭葉のニューロンの性質に関して一見異なって見える知見がどのように矛盾なく説明できるかを解説する。

1. はじめに

視覚の最終段階とされている側頭葉のニューロンの神経生理学的な特性には未だ謎な点が多い¹⁻⁵⁾。今回はその一つの例として、二つの知見について紹介する。Tanaka らや Fujita らはシングルセルレコーディングを用いて、側頭葉の細胞は視覚物体の部分的な特徴に選択的に応答することを示した^{1,4)}。一方、Gross のグループの Gochin らは、視覚的にまったく異なった刺激セットをもちいてニューロンの応答を調べた⁵⁾。その結果、ニューロンの応答の選択性は弱く、多くのニューロンはすべての刺激に応答し、ニューロン間の違いは発火率が異なるという定量的なものであった。サルは麻酔・無麻酔の状態などが、この矛盾を説明する仮説としては用いられているが、それ以上明解な答えはえられていない。

上の矛盾は側頭葉を単なる画像フィルターとして捉えたために生じたものである。側頭葉を含む視覚系が力学系を構成しており、アトラクターを使って視覚計算を行なっているとしよう。この場合、アトラクターの引き込み領域をまたぐように入力に変化した場合、それに応じて神経系が定性的に異なった応答が生じても何ら不思議はない。ここでは、Amit らによって提案されたアトラクターニューラルネットワークモデル^{6,7)}を用い、その数理的な性質を解析することにより、側頭葉のニューロンに関する、いくつかの電気生理学的な実験結果の解釈と新たな実験の提案を行なう。

2. 定式化

2.1 モデル

モデルは相互に結合している ± 1 の 2 状態をとる N 個のニューロンから構成されているとする。 i 番目のニューロンの状態を S_i とする。本論文では、モデルのダイナミクスとして、有限温度での非同期更新を用いる。非同期更新では、まず N 個のニューロンからランダムにニューロンを一つ選ぶ。たとえば i 番目のニューロンが選ばれたとしよう。つぎに i 番目のニューロンへの入力 h_i ,

$$h_i = \sum_{j \neq i}^N J_{ij} S_j, \quad (1)$$

を計算する。ここで J_{ij} は j 番目のニューロンから i 番目のニューロンへの結合荷重である。この入力 h_i を用いて i 番目のニューロンの状態が $S_i = \pm 1$ となる確率を以下のようにする、

$$\text{Prob}[S_i = \pm 1] = \frac{1 \pm \tanh(\beta h_i)}{2}. \quad (2)$$

ここで、 $\beta = 1/T$ は温度 T によって決まる。温度 $T = 0$ ($\beta \rightarrow \infty$) の極限では、

$$S_i = \text{sgn} \left(\sum_{j \neq i}^N J_{ij} S_j \right), \quad (3)$$

となる。この手続きを N 回繰り返すことを 1 モンテカルロステップ (MCS) と呼ぶ。

モデルには $2s + 1$ 個のパターンを以下の方法で記憶

*1 〒 351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

*2 〒 630-8506 奈良県奈良市北屋東町

する． μ 番目のパターン ξ^μ ($-s \leq \mu \leq s$) を以下の確率でランダムに決定し、

$$\text{Prob}[\xi_i^\mu = \pm 1] = \frac{1}{2}, \quad (4)$$

j 番目のニューロンから i 番目のニューロンへの結合荷重 J_{ij} を以下のように決める、

$$J_{ij} = \frac{1}{N} \sum_{\mu=-s}^s \sum_{\nu=-s}^s \xi_i^\mu A_{\mu\nu} \xi_j^\nu$$

$$A_{\mu\nu} = \delta_{\mu,\nu} + a\delta_{\mu-1,\nu} + a\delta_{\mu+1,\nu}. \quad (5)$$

2.2 モデルの生理学的な意義

生理学的な立場でこのモデルの解説をしよう．このモデルは、Miyashita らの遅延見本合わせ課題で記憶保持中のタスクを行っているサル側の側頭葉のニューロンが示す定常的な特性を説明するために提案されたモデルである^{2,3,6,7}．この実験では、記憶する視覚刺激の呈示の順番が近い刺激ほど、それらの視覚刺激は似たニューロン活動を引き起こすことが示された．つまり、視覚刺激の学習の順番という時間的な相関がニューロン集団の空間的な発火パターン間の相関に変換されていたのである．Amit らは、このニューロン集団の空間的な相関が生じるモデルを相関型の連想記憶モデルをもとに提案した．§3.1 で解説するように、このモデルには相関アトラクターとよばれるアトラクターが存在する．相関アトラクターでは、刺激の呈示順に相当する記憶パターン番号に関してポピュレーションコーディングが行なわれている．つまり、ある記憶パターンが入力されると、そのパターンに対応するニューロンだけが反応するのではなく、そのとなりやさらにとりなりの記憶パターンに対応するニューロンも応答し、その応答は記憶パターンの番号の差が大きくなると小さくなるガウス分布状の特性を持つ．Amit らはこの性質で Miyashita らの知見を説明したのである．相関アトラクターは、ニューロンが作る高次元空間上に時間軸という一次元的な構造を取り入れたうえで、その一次元的な構造上に構成されたラインアトラクターもしくは孤立局在興奮と考えることができる．

2.3 理論

このモデルの平衡状態の性質を調べるために、次のハミルトニアンを持つ系を統計力学的に議論する．本論文では、ニューロン数 N が無限大の極限を考え、パターン数 $(2s+1)$ は N に対して $O(1)$ である場合を考える．

$$H = -\frac{1}{2N} \sum_{i \neq j} \sum_{\mu=-s}^s \sum_{\nu=-s}^s \xi_i^\mu A_{\mu\nu} \xi_j^\nu S_i S_j, \quad (6)$$

$$Z = \text{Tr}_{\mathbf{S}} \exp(-\beta H), \quad (7)$$

$$f = -\frac{1}{\beta N} \log Z. \quad (8)$$

鞍点法を用いると、式 (8) の自由エネルギーは、

$$f = -\frac{\beta}{2} \sum_{\mu,\nu} m_\mu A_{\mu\nu} m_\nu - i \sum_{\mu=1}^p m_\mu \hat{m}_\mu - \left\langle \left\langle \log 2 \cosh \left(-i \sum_{\mu=1}^p \hat{m}_\mu \xi^\mu \right) \right\rangle \right\rangle, \quad (9)$$

となり、鞍点を決めるオーダーパラメータ方程式は、

$$\hat{m}_\mu = i\beta \sum_{\nu=-s}^s A_{\mu\nu} m_\nu \quad (10)$$

$$m_\mu = \left\langle \left\langle \xi^\mu \tanh \beta \left(\sum_{\nu,\nu'=-s}^s \xi^\nu A_{\nu\nu'} m_{\nu'} \right) \right\rangle \right\rangle, \quad (11)$$

となる．ここで $\langle \langle \cdot \rangle \rangle$ は (4) に従う $2s+1$ 個の $\{\xi^\mu\} = \xi^{-s}, \dots, \xi^0, \dots, \xi^s$ に関する平均操作をあらわす．式 (11) の m_μ の物理的な意味は、平衡状態と μ 番目の記憶パターンとのオーバーラップである、

$$m_\mu = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \xi_i^\mu \langle S_i \rangle. \quad (12)$$

ここで $\langle S_i \rangle$ はニューロン i の状態 S_i の熱平均値である．

次に上で記述される平衡状態への想起ダイナミクスの理論を導出する．平衡状態はオーダーパラメーターであるオーバーラップ m_μ で記述されるので、時刻 t で状態 $\mathbf{S}$ がオーバーラップ $\{m_\mu\} = m_{-s}, \dots, m_0, \dots, m_s$ をとる確率、

$$P_t(\{m_\mu\}) = \text{Tr}_{\mathbf{S}} p_t(\mathbf{S}) \prod_{\mu=-s}^s \delta(m_\mu - m_\mu(\mathbf{S})), \quad (13)$$

$$m_\mu(\mathbf{S}) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \xi_i^\mu S_i, \quad (14)$$

を考える．ここで $p_t(\mathbf{S})$ は、時刻 t に系が状態 $\mathbf{S}$ をとる確率である．式 (2) の状態更新則は、 S_i の遷移確率、

$$w_i(\mathbf{S}) = \frac{1 - S_i \tanh[\beta \sum_{j \neq i} J_{ij} S_j]}{2}, \quad (15)$$

を用いて記述することができる．これから $p_t(\mathbf{S})$ の従うダイナミクスを記述するマスター方程式は、

$$\frac{d}{dt} p_t(\mathbf{S}) = \sum_{i=1}^N [p_t(F_i \mathbf{S}) w_i(F_i \mathbf{S}) - p_t(\mathbf{S}) w_i(\mathbf{S})], \quad (16)$$

となる．ここでの時刻 t の 1 単位時間は式 (2) の 1MCS に相当する． F_i は状態 $\mathbf{S}$ の第 i 成分 S_i を反転させる スピンフリップ演算子である，

$$F_i \mathbf{S} = (S_1, S_2, \dots, -S_i, \dots, S_N). \quad (17)$$

これから，式 (13) の $\mathcal{P}_t(\{m_\mu\})$ の従う式を求めると，

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \mathcal{P}_t(\{m_\mu\}) &= \sum_{\nu=-s}^s \frac{\partial}{\partial m_\nu} \mathcal{P}_t(\{m_\mu\}) (m_\nu - \langle \xi^\nu \tanh \beta h \rangle) \\ h &= \sum_{\nu'=-s}^s \sum_{\nu''=-s}^s \xi^{\nu'} A_{\nu'\nu''} m_{\nu''}, \end{aligned} \quad (18)$$

となる．一方，系は過渡的な状態でもオーバーラップ $\{m_\mu\}$ だけで記述できるので， $\mathcal{P}_t(\{m_\mu\})$ は次のようにも記述できる，

$$\begin{aligned} \mathcal{P}_t(\{m_\mu\}) &= \prod_{\mu=-s}^s \delta(m_\mu - m_\mu(t)), \quad (19) \\ \frac{d}{dt} \mathcal{P}_t(\{m_\mu\}) &= \sum_{\nu=-s}^s \frac{\partial}{\partial m_\nu} \mathcal{P}_t(\{m_\mu\}) \left(-\frac{dm_\nu}{dt} \right). \end{aligned} \quad (20)$$

式 (18) と (20) を比較すると，巨視的変数の時間発展の方程式を得る，

$$\frac{d}{dt} m_\mu = -m_\mu + \left\langle \tanh \left(\beta \sum_{\nu, \nu'=-s}^s \xi_i^\nu A_{\nu\nu'} m_{\nu'} \right) \right\rangle. \quad (21)$$

式 (21) の定常状態は平衡状態を記述する式 (11) に一致する．

3. 結 果

3.1 相関アトラクター

この節では $T = 0$ とし，相関アトラクターの定性的な性質を説明する．これ以降，パターン数は $2s + 1 = 13$ とする．初期状態を ξ^0 とする．非同期更新で i 番目のニューロンが選ばれたとすると，

$$S_i = \text{sgn} \left(\sum_{j \neq i} J_{ij} \xi_j^0 \right) = \text{sgn}(\xi_i^0 + a(\xi_i^1 + \xi_i^{-1})), \quad (22)$$

となり， ξ^0 が安定である条件は，

$$a < \frac{1}{2}, \quad (23)$$

であることがわかる．これを計算機シミュレーションで確かめてみよう．計算機シミュレーションではニューロン数は $N = 30,000$ とした．図 1(a) に $a = 0.4$ の結果を示す．縦軸が，式 (14) の状態 $\mathbf{S}$ と記憶パターンのオーバーラップを平衡状態に関して表示したものであり，横軸がパターン番号 μ をあらわす．平衡状態でもオーバーラップは $m_\mu = \delta_{\mu,0}$ であるので， ξ^0 が平衡状態であることがわかる．この平衡状態は Hopfield モデルの持つアトラクターと同じなので，本論文では，このアトラクターを Hopfield アトラクターと呼ぶ．

次に $a > 1/2$ の場合を議論しよう． ξ_i^1 と ξ_i^{-1} が互いに異符号であったり， ξ_i^0 と同符号である場合 $S_i = \xi_i^0$ となる．一方， ξ_i^1 と ξ_i^{-1} が ξ_i^0 と異符号である場合， S_i は ξ_i^0 と反対符号を持つ $\xi_i^1 = \xi_i^{-1}$ をとる．これをオーバーラップの立場で説明すると，系の状態 $\mathbf{S}$ はパターン ξ^1 と ξ^{-1} とゼロでないオーバーラップを持つことになる．この状態更新を繰り返すと，平衡状態としては二つの状態が考えられる．一つは，前述のようにオーバーラップが隣のパターンに拡散していくの

図1 (a) Hopfield アトラクター： $a = 0.4$ ， $N = 30,000$ ． (b) 相関アトラクター： $a = 0.6$ ， $N = 30,000$ ．

で、最終的には系は全てのパターンと一様なオーバーラップを持つ混合状態へ収束していくことが考えられる。もう一つの可能性としては、隣のパターンへの拡散がとまり、初期状態に対応するパターンを中心とするガウス分布状のオーバーラップの分布がえられることが考えられる。図 1(b) に、平衡状態における各パターンのオーバーラップの様子を示す。図から明らかなように、平衡状態は初期状態に対応する 0 番目の記憶パターンを中心とするガウス分布状の分布を持つ。初期状態が 1 番目の記憶パターンである場合、それに対応する平衡状態は 1 番目の記憶パターンを中心とするガウス分布状の分布を持つ。これら二つの平衡状態はある程度の相関を持つ。その相関は初期状態である記憶パターン間の距離が離れるほど小さくなる。そこで、この図 1(b) に示されるような安定平衡状態を相関アトラクターとよぶ。

3.2 平衡状態

式 (11) を $a = 0.4$ として、オーバーラップ $\{m_\mu\}$ を数値的に解いて求めた結果を図 2 に示す。図の点線が Hopfield アトラクターのオーバーラップ m_0 を示す。Hopfield アトラクターは $T = 0.1$ まで安定である。一点鎖線が相関アトラクターの m_0 を示す。式 (11) から明らかなように、オーバーラップは μ に関して奇関数である ($m_\mu = m_{-\mu}$)。図の実線は相関アトラクターの m_0 以外のオーバーラップを示し、上から順番に $m_1 = m_{-1} \rightarrow m_2 = m_{-2} \rightarrow \dots \rightarrow m_6 = m_{-6}$ である。相関アトラクターは $T = 0.25$ まで安定である。これまでの研究では $0.5 < a < 1$ のみで、相関アトラクターが存在するとされていたが、式 (11) の数値的解析から $a < 0.5$ の範囲でも相関アトラクターが存在することがわかった。図からわかるように $T = 0.1$ までは、Hopfield アトラクターと相関アトラクターの二つのアトラクターが安定である。さらに、図 2 には記入していないが、 $T = 0.05$ までは、隣りあった三つの記憶パターン数からなる混合状態も安定に存在する。さらに $T = 1.7$ までは 13 個の全ての記憶パターンからなる混合状態も安定である。

3.3 ダイナミクス

共存相：前節で述べたように、 $a = 0.4$ では $T = 0.05$ までは、Hopfield アトラクター、相関アトラクター、記憶パターン数 3 の混合状態、記憶パターン数 13 の混合状態がアトラクターとして共存する。これらのアトラクターの引き込み領域を式 (21) のオーバーラップダイナミクスの数値計算とシミュレーションを用いて調べる。初期状態としてはいろいろなものが考えられるが、今回は一つの記憶パターン ξ^0 にだけ相関を持

図 2 点線が Hopfield アトラクターのオーバーラップ m_0 を示し、一点鎖線が相関アトラクターの m_0 を示す。実線は相関アトラクターの m_0 以外のオーバーラップを示し、上から順番に $m_1 = m_{-1} \rightarrow m_2 = m_{-2} \rightarrow \dots \rightarrow m_6 = m_{-6}$ を示す。

つような状態、

$$m_\mu^0 = m^0 \delta_{\mu,0}, \quad (24)$$

を初期状態として考える。式 (24) を初期値にして、式 (21) の微分方程式を数値的に解いた。また、計算機シミュレーションでは、初期状態 S^0 を記憶パターン ξ^0 から以下の確率を用いて生成し、

$$\text{Prob}[S_i = \pm 1] = \frac{1 \pm m^0 \xi_i^0}{2}, \quad (25)$$

式 (1)~(5) のモデルの初期状態とした。このようにして求めた S^0 のオーバーラップは $N \rightarrow \infty$ の極限では式 (24) を満たす。結果を図 3 に示す。図 3 の横軸は、状態 S と記憶パターン ξ^0 とのオーバーラップ m_0 を示し、縦軸は ξ^1 とのオーバーラップ m_1 を示す。式 (24) の初期状態は横軸上に存在する。Hopfield アトラクターは m_0 だけが大きな値をとるので横軸上に存在する。相関アトラクターは、 $m_0 > m_1$ となるので、図の対角線より下側に存在する。また、この図には示していないが、記憶パターン ξ^1 に関して、Hopfield アトラクターと相関アトラクターが存在する。この Hopfield アトラクターは縦軸上に存在し、相関アトラクターは対角線より上側に存在する。初期状態として式 (24) の m_0 を 0.15 と 0.20 とした場合を計算した。図 3(a) は理論の数値計算の結果であり、(b) は $N = 30,000$ の計算機シミュレーションの結果である。図に示すように、初期オーバーラップ 0.15 の場合、系は相関アトラクターに収束し、初期オーバーラップ 0.2 の場合、Hopfield アトラクターに収束する。つまり、初期オーバーラップに関して 0.15 と 0.2 の間に臨界的な値 m_C^0 が存在し、それより小さい初期オーバーラップでは系は相関アトラクターに収束し、大きい場合は Hopfield

図3 $a = 0.4$, $T = 0.04$. (a) オーバーラップダイナミクスを数値的に解いた結果. (b) 計算機シミュレーションの結果: $N = 30,000$.

図4 $a = 0.4$, $T = 0.15$. (a) オーバーラップダイナミクスを数値的に解いた結果. (b) 計算機シミュレーションの結果: $N = 30,000$.

アトラクターに収束することがわかった. 式 (21) から m_C^0 を求めると $m_C^0 = 0.16$ であった. m_C^0 をいくら小さくしても, $m_C^0 > 0$ であるかぎり, 系はどちらかのアトラクターに収束した. つまり, 初期値として式 (24) の $m_\mu^0 = m^0 \delta_{\mu,0}$ を用いる限り, 平衡状態の数値計算により発見した $p = 3$ の混合状態と $p = 13$ の混合状態へ収束しない.

Hopfield アトラクターが不安定な場合: 図3を詳細に見ると, 系が相関アトラクターに収束する場合でも, 初期状態から直接的に相関アトラクターに収束していくのではなく, 一度 Hopfield アトラクターに近付いてから相関アトラクターに収束している. この現象は, 最終的に相関アトラクターに収束する場合でも, Hopfield アトラクターが安定なので, 一度 Hopfield アトラクターに近付くと考えられる. そこで, Hopfield アトラクター

が不安定である場合の, 相関アトラクターへの収束過程を調べた. 図2から $T = 0.15$ にすると, Hopfield アトラクターは不安定である. この場合にも, 式 (24) の初期状態を用い, $m^0 = 0.1, 0.2, \dots, 0.9, 1.0$ の場合について, 相関アトラクターへの収束過程を調べた. 図4(a) と (b) に理論とシミュレーションの結果を示す. 図の縦軸と横軸は図3と同じである. Hopfield アトラクターは不安定であるので, 初期状態を記憶パターン ξ^0 としても ($m^0 = 1.0$), 系の状態は ξ^0 から離れていく. しかし, $m^0 < 1.0$ の初期状態から出発すると, 一度 Hopfield アトラクターが存在した $(m_0, m_1) = (1, 0)$ に近付いてから, 相関アトラクターに収束する.

4. 議 論

これらの理論的な結果から側頭葉のニューロンの知

見について議論する。まずモデルの持つアトラクターの双安定性から次の二つの実験の矛盾点を解決する。Tanaka らや Fujita らはシングルセルレコーディングを用いて、側頭葉の細胞は視覚物体の部分的な特徴に選択的に反応することを示した^{1,4)}。一方、Gross のグループの Gochin らは、視覚的にまったく異なった刺激セットをもちいてニューロンの応答を調べた⁵⁾。その結果、ニューロンの応答の選択性は弱く、多くのニューロンはすべての刺激に応答し、ニューロン間の違いは発火率が異なるという定量的なものであった。サルは麻酔・無麻酔の状態などが、この矛盾を説明する仮説としては用いられているが、それ以上明解な答えはえられていない。上の矛盾は側頭葉を単なる画像フィルターとして捉えたために生じたものである。もし側頭葉を含む視覚系が力学系を構成しており、アトラクターを使って視覚計算を行っているとすれば、系の状態に応じて同じ入力に対して異なった応答が生じても何ら不思議はない。そこで我々は、この矛盾を説明するためのモデルとして、ここで解析した Amit モデルを用いる^{6,7)}。前述の理論的な知見に基づき、我々は Tanaka-Fujita 型のニューロンは Hopfield アトラクターに対応する応答をし、Gochin 型のニューロンは相関アトラクターに対応する応答をするという仮説を提案し、それを検証する生理実験を提案する。

ここではニューロンのモデルとして ± 1 をとる 2 値ニューロンを考えたが、この Amit モデルに 0-1 ニューロンとスパースコーディングを用いた場合を考えよう。Griniasty らはこのスパースコーディングを用いたモデルでも、相関アトラクターが存在することを示している⁸⁾。このモデルにも今回の知見と同様に、相関アトラクターと Hopfield アトラクターの双安定性を仮定する。スパースコーディングの場合、一つの画像に応答するニューロンの数は少なくなる。その応答を実験的に観測すれば、ある特徴に選択性を持つ応答に見える。つまり、スパースコーディングを仮定すると、ニューロン集団が Hopfield アトラクターに対応する状態にいれば、個々のニューロンは Tanaka-Fujita 型の特徴選択性を示す。実は、この仮説は Tanaka らや Fujita らの実験パラダイムにも符合する。彼らは複雑な視覚刺激から徐々に単純な図形をリダクションする方法で、ニューロンの選択性を精密に決めている。ニューロン集団への入力刺激としては、それらのニューロンに適した、つまり、オーバーラップの大きな入力を選んでいることになる。その場合、我々の知見では系は Hopfield アトラクターに収束する。この状態をニューロンの応答で考えると、ニューロンはある特定の刺激に応答し、特徴

選択性は強い。この性質は Tanaka らや Fujita らの知見に一致する。一方、Gochin らは、Tanaka らや Fujita らとは異なり、あらかじめ決めた画像の組を用意し、それらに対するニューロンの応答を調べた。Gochin らは、ニューロンがどのように学習されているかを考慮せずに刺激画像を選んだのに対し、Tanaka らや Fujita らはリダクションの方法でニューロンの学習した画像を選んで視覚刺激にしたのである。Gochin らの刺激はニューロンにそれほど最適ではない、つまり、オーバーラップの小さな入力に対応している。その場合、我々の知見では系は相関アトラクターに収束する。この状態をニューロンの応答で考えると、ニューロンはいろいろな刺激に応答し、特徴選択性は低下する。この性質は、Gochin らの知見に一致する。これら二つの矛盾する実験を説明するこの仮説を検証する電気生理実験を提案する。まず Tanaka らや Fujita らの用いたリダクションの方法でニューロンの最適刺激を決定する。その刺激に Shidara ら¹¹⁾や Amit ら¹²⁾が行っているようにノイズを重畳する。ニューロンの刺激選択性を、そのノイズの量を変えて測定すると、単にその刺激に対してニューロンの応答が下がるのではなく、他の刺激にも応答し始めて、選択性が下がることが観測されるはずである。

次に、相関アトラクターへの想起過程の知見から、Miyashita らの遅延見本合わせ課題のニューロンの過渡特性を解析することを提案する。彼らの実験では記憶保持中のニューロンの応答の定常的な部分を解析し、前述の結果を得ている。ニューロンの過渡応答特性を調べるには、Sugase ら⁹⁾や Matsumoto ら¹⁰⁾の解析のようにニューロン応答をある程度細かなビンに刻み、そのビン中の平均発火率の変化を解析すれば良い。Sugase らは入力刺激とビン中のニューロン発火の相互情報量を計算することにより、相互情報量の時間変化を計算した。Matsumoto らはビン中の平均発火率からニューロン集団の発火状態を表すベクトルを計算し、主成分分析やクラスタリング手法を用いて、ニューロン集団の情報表現の時間変化を求めている。このような方法を、Miyashita らの遅延見本合わせ課題のニューロンの応答に適用すれば、もしその系が Amit モデルで記述できるのなら、ニューロンの集団の挙動が Hopfield 型から相関アトラクター的な表現に変化しているのが見えるはずである。

参 考 文 献

- 1) Tanaka, K., Saito, H., Fukada, Y., and Moriya, M. (1991): Coding visual images of objects in the in-

- ferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, Vol.66, pp.170–189
- 2) Miyashita, Y., and Chang, H.S. (1988): Neuronal correlate of pictorial short-term memory in the primate temporal cortex. *Nature*, No.331, pp.68–70
 - 3) Miyashita, Y. (1988): Neuronal correlate of visual associative long-term memory in the primate temporal cortex. *Nature*, No.335, pp.817–820
 - 4) Fujita, I., Tanaka, K., Ito, M., and Cheng, K. (1992): Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature*, No.360, pp.343–346
 - 5) Gochin, P.M., Colombo, M., Dorfman, G.A., Gerstein, G.L., and Gross, C.G. (1994): Neural ensemble coding in inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiology*, Vol.71, pp.2325–2337
 - 6) Griniasty, M., Tsodyks, M.V., and Amit, D.J. (1993): Conversion of temporal correlations between stimuli to spatial correlations between attractors. *Neural Computation*, Vol.5, pp.1–17
 - 7) Amit, D.J., Brunel, N., and Tsodyks, M.V. (1994): Correlations of cortical Hebbian reverberations: theory versus experiment. *Journal of Neuroscience*, Vol.14, pp.6435–6445
 - 8) Fukai, T., Kimoto, T., Doi, M., and Okada, M. (1999): Coexistence of uncorrelated and correlated attractors in a nonmonotonic neural network. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, Vol.32, pp.5551–5562
 - 9) Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S., and Kawano, K. (1999): Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature*, No.400, pp.869–873
 - 10) Matsumoto, N., Okada, M., Doya, K., Sugase, Y., and Yamane, S. (2001): Dynamics of face responsive neurons in the temporal cortex. In *Society for Neuroscience abstracts*, No.27, 398.5 Matsumoto, N. and Okada, M., Neuronal Mechanisms for hierarchical encoding in inferior-temporal cortex. to be published in *Neurocomputing*.
 - 11) Shidara, M., Liu, S., and Richmond, B.J. (1996): Stimulus degradation has a similar effect on stimulus related information in inferior temporal (IT) neurons and on the monkey's behavior. In *Society for Neuroscience abstracts*, No.22, p.1615
 - 12) Amit, D.J., Fusi, S., and Yakovlev, V. (1997): Paradigmatic working memory (attractor) cell in IT cortex. *Neural Computation*, Vol.9, pp.1071–1092