

シヤンデリア細胞とアンチヘブ則 に関する仮説の構想

産業技術総合研究所

2007-10-16

一杉裕志

概要

- 次の仮説を提案する。
 - 大脳皮質のシャンデリア細胞から錐体細胞の軸索に投射する抑制性シナプスは、アンチヘブ則の学習を行う。学習収束後、シナプスの重みが0であれば結合は切れる。
 - 3層錐体細胞の側方結合および3層シャンデリア細胞は、ICAを行う。
 - 3層または5層のシャンデリア細胞はハイパーコラム内の側抑制により、競合学習のための勝者選択を行う。

背景

- BESOM モデル[Ichisugi 2007]では、ノード（ハイパーコラム）どうしが表す情報が独立になるように、ICAを行うとしている。実際の大脳皮質では具体的にどのようにしてICAを行っているだろうか？
- また、競合学習のための勝者ユニットの選択は具体的にどのように行っているだろうか？ハイパーコラム程度の広がりを持つ側抑制回路があれば実現可能だが、それは見当たらない(?)のはなぜか。

シヤンデリア細胞とアンチヘブ則

シャンデリア細胞とは

- NISS1999 講義ノート

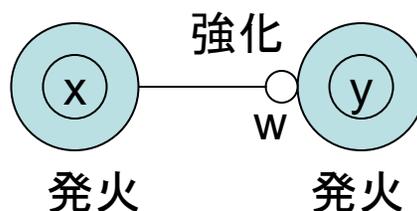
「大脳皮質の局所解剖 講師：金子武嗣」より

<http://www.jnns.org/niss/1999/lectnote/kanekolec.txt>

– 「軸索末端は、錐体細胞の出口である軸索の根元に沿うように伸びています。これにより、抑制性のChandelier cellは、その投射先の細胞が情報を他の細胞に伝えるのを抑える働きをします。ただし、Basket cellなどとは異なり細胞が発火すること自体を抑えるわけではありません。」

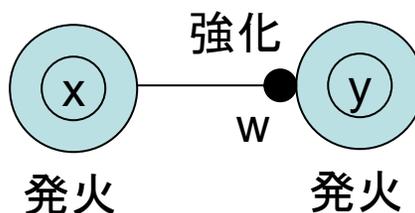
アンチヘブ則(anti-Hebbian rule)とは

- 普通のヘブ則は、シナプス前細胞とシナプス後細胞が同時に発火したときに、結合度が強化される。例：相関係数を学習 ($w=xy$ に収束)。



学習則の例:
 $\Delta w = \alpha(xy - w)$

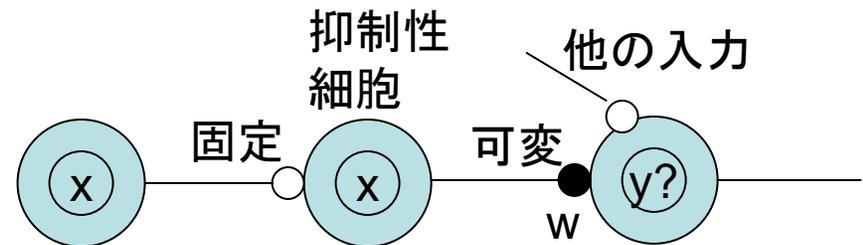
- アンチヘブ則では、抑制性シナプスが強化される。様々な学習アルゴリズムで存在が仮定される。



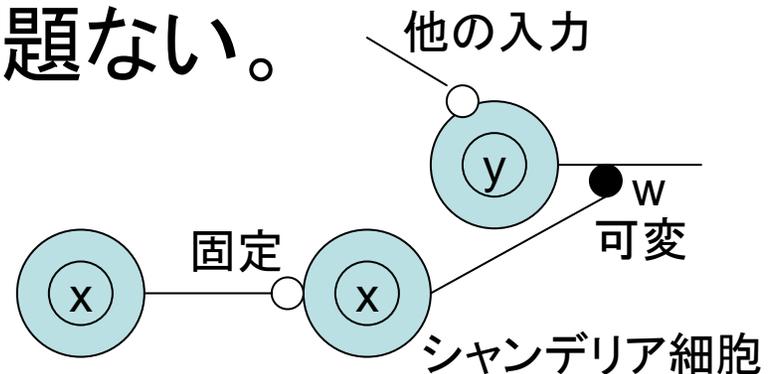
学習則の例:
 $\Delta w = \alpha(-xy - w)$

抑制性細胞で信号を中継するアンチヘブ則の実現方法を考えてみる

- 普通の抑制性細胞で中継する方法では、うまくいかない。(シナプス後細胞の発火そのものが抑制され、意味のある学習にならない。)



- シャンデリア細胞のように、軸索を抑制する抑制性シナプスなら問題ない。



考察

- アンチヘブ則は、本当にシャンデリア細胞以外で実現不可能だろうか？
 - 例えば x と y の相関係数を学習するためには x と y の値がシナプス近傍になければならず、軸索を抑制するシャンデリア細胞以外では不可能。(何らかの方法で y の値がシナプスに伝われば可能。)
- シャンデリア細胞には本当にシナプス可塑性があるのだろうか？
 - ありそう。

Arellano JL, DeFelipe J, Munoz A

PSA-NCAM immunoreactivity in chandelier cell axon terminals of the human temporal cortex
CEREBRAL CORTEX 12 (6): 617-624 JUN 2002

"The results suggest that **chandelier terminals in layers II and III** of the human entorhinal cortex and temporal neocortex **might be particularly susceptible to plastic changes.** "

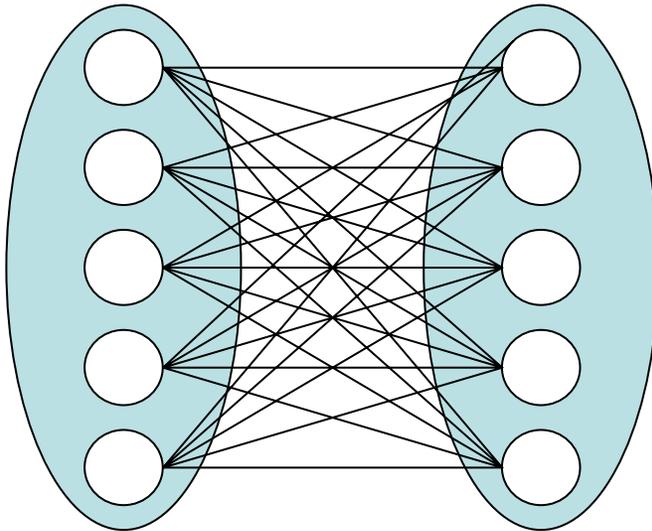
ICA (独立成分分析)

BESOM モデルとICA

- BESOM モデル [Ichisugi 2007]:
 - ハイパーコラムは確率変数を表す。
 - コラムは確率変数の取りうる値を表す。
 - コラムの発火率は確率分布を表す。
 - 異なるハイパーコラムが表す値どうしはICAにより独立になるよう学習が進む。

アンチヘブ則を使ったICA

- 2つのハイパーコラム内のコラムどうしをアンチヘブ則で学習するシナプスで結合すれば、2つのハイパーコラムどうしは独立になるだろう。



2つのコラムの発火に相関がある時、アンチヘブ則により発火を抑制するよう学習するので、やがてすべてのコラムの発火が無相関になる。すなわち、ハイパーコラムが表現する値どうしが独立になる。

cf. Naoki Oshiro, Koji Kurata, Tetsuhiko Yamamoto,
"A self-organizing model of place cells with grid-structured receptive fields", Artificial Life and Robotics, Vol.11, No.1, pp.48--51, 2007

アンチヘブ則によるICAの問題点 とその解決

- コラム数 s に対して s の二乗のオーダーのシナプス数が必要になってしまい、非効率的。
- しかし、学習の収束後、結合の重みが0のシナプスを切ることにすれば、それ以降はシナプスの数を節約することができる。

3層でICAが行われている(弱い) 証拠

- Kandel p.542 。 V1 の 3層錐体細胞は、(近辺のハイパーコラム内の)同じ方位選択性をもつコラムに軸索を伸ばしている。
- もしこの軸索がシャンデリア細胞を經由し他の3層錐体細胞を抑制しているならば、前ページで述べたICAが実現できる。
- 異なる方位選択性をもつコラムどうしはもともと同時に発火しないので、抑制する必要がない。これが上記 V1 3層錐体細胞の特徴的な軸索分布が生じる理由の説明になっている。

考察1

- ICAが収束したらコラム間が無相関になるので全ての抑制性シナプスの重みが0になる。つまり3層錐体細胞の側方結合は全て不要になるのでは？
 - 実は、もしすべての側方結合をなくしてしまうと、ささえのなくなった棒のように状態が崩れてしまう。実際には、ICAは完全に収束せず揺らぎが残るため、一部の抑制性シナプスは重み0であり続けることはなく、切断されないのだろう。(要シミュレーション)

考察2

- 抑制性シナプスが学習すべき値は「勝者になったかどうか」の相関なのに、3層錐体細胞の側抑制だと勝者選択前の生の発火率の相関を学習してしまう。それでも近似的に問題なく動作するのかもしれないが、シミュレーションしてみないとよく分からない。

モデルからの予言

- シャンデリア細胞の抑制性シナプスは可塑性を持ち、ヘブ則で学習する。
- 3層錐体細胞の側方に伸びる軸索はシャンデリア細胞を經由し他の3層錐体細胞の出力を抑制する。抑制性シナプスの重みは(学習収束後は)ほぼ0である。

勝者選択

側抑制による勝者選択の問題

- V1のコラム構造の存在は、大脳皮質が競合学習を行っていることを強く示唆する。競合学習には、勝者選択の機構が必要である。
- 側抑制回路で勝者選択が可能であることが知られている。しかし、コラム数の二乗のオーダーのシナプスが必要であり、非効率的である。また、抑制性の結合はハイパーコラム程度の広がりを持つ必要があるが、そのような解剖学的構造は見当たらない(?)。

問題の解決

- 実は、競合学習が収束してしまえば、離れたコラムどうしが同時に発火することはない。なので、抑制性シナプスでつなぐ必要はなくなる。抑制性シナプスでつなぐ必要があるのは、似た刺激に発火する近傍のコラムどうしだけ。
- このシナプスの節約は、やはりシャンデリア細胞によるアンチヘブ則学習で実現可能ではないだろうか。(要シミュレーション。)
- BESOM モデルによれば 3層か5層が勝者選択回路の場所として適当。

結論

- シャンデリア細胞の「他の細胞の軸索の出力を抑制する」という特徴は、アンチヘブ則学習に適している。
- 3層錐体細胞の軸索分布の特徴は、3層でICAが行われている可能性を(弱く)示唆する。(BESOM モデルが必要とするICAの機構は3層にある可能性が高い。)
- 重み0の抑制性シナプスを切ってICAおよび勝者選択に必要なシナプス数を大幅に節約する機構が存在することも示唆される。