

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 5月31日現在

機関番号：82401

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2008～2011

課題番号：20700301

研究課題名（和文） 運動学習における記憶の転送と固定化の理論

研究課題名（英文） Theory of memory transfer and consolidation in motor learning

研究代表者

山崎 匡 (YAMAZAKI TADASHI)

独立行政法人理化学研究所・戦略ユニット・研究員

研究者番号：40392162

研究成果の概要（和文）：

小脳運動学習において観測される記憶転送の神経機構を解明するために、記憶転送の実験パラダイムである視機性眼球運動のゲイン適応のモデルを構築し、国際紙に論文を出版した。苔状線維-前庭核間シナプスの学習則として Bienenstock-Cooper-Munro(BCM)則を提唱し、計算機シミュレーションによって記憶転送が行われることを確認した。さらに BCM 則のもとでは運動学習における分散効果も自動的に説明できることも示した。

研究成果の概要（英文）：

To understand the neural mechanism of memory transfer phenomenon found in cerebellar motor learning, we built a large-scale computational model of the cerebellum for gain adaptation of optokinetic response eye movements, which is used as an experimental paradigm for memory transfer phenomenon. We published a paper in an international journal. We studied the learning rule for mossy fiber-vestibular nuclear cell synapses to demonstrate robust memory transfer phenomenon, and found that Bienenstock-Cooper-Munro (BCM) rule is a candidate. We also reported that BCM rule is sufficient to reproduce the spacing effect in motor learning.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,600,000	480,000	2,080,000
2009年度	700,000	210,000	910,000
2010年度	300,000	90,000	390,000
2011年度	300,000	90,000	390,000
年度			
総計	2,900,000	870,000	3,770,000

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：神経科学・神経科学一般

キーワード：小脳，運動学習，視機性眼球運動，ゲイン適応，記憶の固定化，モデル，シミュレーション

## 1. 研究開始当初の背景

小脳が運動制御を司っていることは十分なコンセンサスが得られているが、運動記憶が小脳内のどこに蓄えられるかは議論が分かれている。一つの仮説(伊藤仮説)では小脳皮質の平行線維-プルキンエ細胞シナプスに蓄えられるとし、別の仮説(Miles-Lisberger 仮説)では苔状線維-前庭核間シナプスに蓄えられるとした。ごく最近、運動記憶は短期的にまず小脳皮質に形成され、学習を継続することでその記憶が徐々に前庭核に転送され、長期的に固定化することがわかってきた。よって、「伊藤仮説対 Miles-Lisberger 仮説」の対決は一応の決着を見そうではあるが、そもそも記憶の転送が行われるメカニズムは全くわかっていない。

## 2. 研究の目的

本研究では、「伊藤仮説対 Miles-Lisberger 仮説」の議論に終止符を打つことが期待される記憶転送の現象に関して、その神経メカニズムを理論的に考察する。そのために、記憶転送の実験パラダイムである視機性眼球運動(OKR)のゲイン適応における実験結果を、計算機シミュレーションによって再現することを試みる。具体的には OKR の短期的トレーニングによってゲインが上昇し、獲得されたゲインは自然に忘却されるが、トレーニングを繰り返すことゲインが徐々に長期記憶として固定化されることを再現する。その際、苔状線維-前庭核間シナプスの学習則をどのようにすれば、学習を分散させずに皮質に蓄えられた短期記憶を核へと安定して転送できるのかに着目する。

## 3. 研究の方法

小脳回路を精緻に模倣した大規模小脳モデルを計算機上に構築し、計算機シミュレーションと数学的手法によってその挙動を数値的・理論的に解析する。これまでに、小脳のタイミング機構が重要な役割を担っている瞬目反射の条件付けのモデルとして、10 万個以上のスパイクニューロンからなる大規模ネットワークモデルを構築している。そのモデルを改変して OKR ゲイン適応の計算機シミュレーションを行い、既に報告されている実験結果を再現することを確認する。特に苔状線維-前庭核間シナプスの学習則を考察し、どのような学習則であれば記憶転送が

安定して行われるのかを議論する。また、運動学習において見られる分散効果が再現されるかどうかについても確認する。

## 4. 研究成果

まず、記憶転送の実験パラダイムである視機性眼球運動のゲイン適応を再現する小脳の大規模スパイクネットワークモデルを構築した。計算機シミュレーションによってその挙動を解析し、OKR ゲイン適応の実験データを再現することに成功した。具体的には、正弦波状の苔状線維刺激に対してプルキンエ細胞の発火パターンは位相が 180 度ずれること、学習によってプルキンエ細胞の単純スパイク発射のモジュレーションが大きくなること、それによって前庭核細胞のモジュレーションも大きくなりゲインが上昇すること、ゲイン上昇に苔状線維入力に対する周波数依存性があることを示した。さらに、従来の OKR ゲイン適応のモデルはゲインのスカラー量だけを調整するものであったが、本研究のモデルはスカラーではなく時間情報を含めた波形そのものを学習ものであること、そしてそれにより小脳運動学習において本質的であるタイミングとゲインの 2 つの制御を単一の神経回路網で行えることを示唆した。小脳回路は微小複合体と呼ばれる均一な神経回路網の連なりであり、微小複合体の計算能力を示したともいえる。これらの成果を国内外の学会で発表し、最終的に国際誌に論文を出版することができた。また、論文に書かれた内容の再現性を保証するため、多方面での利用を促進するために、構築したモデルのソースコードをオープンソースで公開した。

次に、記憶転送のモデル構築を開始した。記憶転送においては苔状線維-前庭核間シナプスの学習則が重要な役割を担っており、単純ヘブ則などでは学習が発散してしまって安定した記憶転送が行えないことが理論的に既に示されている。理論的にはプルキンエ細胞依存則と呼ばれる学習則だと収束性が保証されるが、生理学的な対応が不明であるという難点がある。そこで本研究では、生理学的な対応が精緻に議論されている Bienenstock-Cooper-Munro (BCM) 則を適用することとした。BCM 則は制約条件付きのヘブ則ともいえる学習則であり、活動の履歴によって動的に閾値が変化し、学習効率を調節するものである。まず、BCM 則では、学習が進むと閾値も上昇して学習効率を低下させるため、学習が発散せず記憶転送に成功するこ

とを数学的に示すことができた。次に、OKRのゲイン適応で構築した小脳モデルに組み込み、計算機シミュレーションによって記憶転送の実験結果が再現できることを確認した。結果を国内外の学会で発表しており、論文を準備中である。

さらに、運動学習で見られる分散効果の理論構築を試みた。分散効果とは、一回で集中的に学習する(集中学習)よりも、同じ量の学習を適当な時間間隔で何回かに分けて行ったほうが(分散学習)、より長期記憶として残りやすい、という現象である。本研究では、集中学習においては学習が途中で飽和してしまい、長期記憶として残るのは学習の初期のものだけであるという仮説を立てた。すると、集中学習では学習が途中で飽和してしまうが、分散学習ではそうではないため、結果として分散効果が説明できる。一方 BCM 則の、閾値によって学習効率を変化させ発散を防ぐ機構は、まさに集中学習を飽和させる役割を担っていると考えられる。その仮説に基づいて集中学習と分散学習の計算シミュレーションを行ったところ、確かに分散効果の実験結果と比較可能な結果が得られた。結果は国内の学会で一度発表した段階であり、今後より精緻なシミュレーションを行い、海外での学会発表、論文執筆と進めていきたい。

最後に、今後はより大規模な計算機シミュレーションが必要になることは明白であるが、現在のモデルのシミュレーションは非常に時間がかかってしまい、今以上に大規模なシミュレーションは現実的には不可能である。そこで本モデルのプログラムを Graphics Processing Unit (GPU) と呼ばれるコンピュータグラフィックス用のハードウェア上に実装し、計算を並列に行うことで計算速度を劇的に上げることを試みた。実装を工夫した結果、計算速度を 100 倍高速にし、リアルタイムシミュレーションが実現できた。リアルタイムシミュレーションというのは、例えば 1 秒間のシミュレーションが 1 秒で終わることを言う。今後はこの GPU 版を用いて計算機シミュレーションをスケールアップさせていきたい。その一方、リアルタイムシミュレーションでは信号処理が実時間でできるため、ロボットの適応制御などの工学的応用の道も開ける。既に市販の小型ヒューマノイドロボットを用いたバッテリーの制御へ適用しており、ロボットがオンラインで学習を行い、飛んでくるボールを正しいタイミングで打ち返すことが可能になっている。本成果は既に国内外の学会で発表済みであり、国際誌に論文を投稿中である。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 3 件)

① Tadashi Yamazaki, Soichi Nagao (2012) A Computational Mechanism for Unified Gain and Timing Control in the Cerebellum. PLoS ONE 7(3): e33319. doi:10.1371/journal.pone.0033319 (査読有)

② 山崎 匡 (2009). 小脳の計算機構の完全理解とその応用を目指して. 日本神経回路学会誌 16(2) 190-195. (査読有)

③ Tadashi Yamazaki, Shigeru Tanaka (2009). Computational models of timing mechanisms in the cerebellar granular layer. Cerebellum 8(2) 423-432. (査読有)

[学会発表] (計 9 件)

① Tadashi Yamazaki, Jun Igarashi. GPU-based implementation of a cerebellar spiking network model for realtime robot control. 第 21 回 日本神経回路学会 全国大会 2011 年 12 月 15 日 沖縄科学技術大学院大学、沖縄.

② Tadashi Yamazaki, Jun Igarashi. Real-time computer simulation of a spiking network model of the cerebellar cortex. Neuroscience 2011 2011 年 11 月 16 日 Convention Center, Washington DC, USA.

③ Tadashi Yamazaki, Soichi Nagao. Modeling study for a possible mechanism of spacing effect in cerebellar motor learning. Fourth International Congress of the Society for Research on the Cerebellum. 2011 年 9 月 18 日 東京大学、東京

④ 山崎 匡. 小脳モデルを用いた Smith Predictor の一構成法と小型ヒューマノイドロボットの腕到達運動への応用. 第 29 回 日本ロボット学会 学術講演会 2011 年 9 月 8 日 芝浦工業大学、東京

⑤ Tadashi Yamazaki, Soichi Nagao. A role of constraint in cerebellar learning and memory transfer. Annual meeting of society for neuroscience 2009 年 10 月 19 日 Convention center, Chicago.

⑥ 山崎 匡, 永雄総一. 小脳学習と記憶転送

における制約条件の役割. 日本神経回路学会全国大会 2009年9月25日 東北大学, 仙台.

⑦山崎 匡. タイミング制御の小脳モデル. Motor Control 研究会 2009年5月29日 生理研, 岡崎.

⑧Tadashi Yamazaki. A computational model of the cerebellum for motor-memory transfer. Society for Neuroscience Nov 17, 2008 Washington DC, USA.

⑨山崎 匡. 運動記憶の転送を行う小脳のスパイクネットワークモデル. 日本神経回路学会 2008年9月26日 産総研, つくば

〔図書〕 (計0件)

〔産業財産権〕

○出願状況 (計0件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

○取得状況 (計0件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
取得年月日:  
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等

シミュレーションプログラムのソースコード:

[http://cerebellum.neuroinf.jp/modules/xoonips/detail.php?item\\_id=1344](http://cerebellum.neuroinf.jp/modules/xoonips/detail.php?item_id=1344)

<https://github.com/neuralgorithm/Cerebellum>

<http://senselab.med.yale.edu/modeldb/ShowModel.asp?model=144416>

6. 研究組織

(1)研究代表者

山崎 匡 (YAMAZAKI TADASHI)

独立行政法人理化学研究所・戦略ユニット・  
研究員

研究者番号: 40392162