

ラット海馬における場所細胞生成のニューラルネットワークモデル

青田 佳人[†] 三宅 美博^{†*} 鵜飼 正二[†]

Neural network modeling of hippocampal place cells in rats

Yosito AOTA[†], Yoshihiro MIYAKE^{†*}, and Seiji UKAI[†]

あらまし ラットの海馬には、空間内の位置に特異的に反応する細胞が存在する。場所細胞と呼ばれるこの細胞の活動は、主として視覚情報と身体情報（運動情報など）の影響を受けることが知られている。本研究では、場所細胞はもともと視覚情報から学習を通して作られたものと仮定した。そして従来まではあまり考慮されなかった「ラット自身の行動」に着目し、それと海馬体サーキットを模した時系列学習を組み合わせて、見えの情報のみを入力として場所細胞を生成するニューラルネットワークモデルを構築した。その結果本モデルでは、モデルラットの行動の違いにより、場所細胞の生成の有無、さらにはその安定性までもが左右されることが分かった。安定な場所細胞の生成には、モデルラットは適度な間隔で周りを見つつ行動することが必要であった。

キーワード ラット、海馬、場所細胞、生成、ニューラルネットワーク

1. まえがき

ラットの海場には「場所細胞」と呼ばれる神経細胞が存在する[1]。場所細胞とは、ラットがある特定の位置にきた時に反応する細胞のことで、視覚情報などの感覚情報に直接には対応しない[2]。場所細胞は、あたかも自分を外から眺めているように反応するのである。

このような、他者中心的（アロセントリック）な視点をコードしている細胞がどのようにして脳内で生まれるのであろうか？どのような情報処理過程を経てできあがるのであろうか？その生成機構を解明するのが本研究の目的である。なお本研究では、ある空間内のある限られた領域において、ラットがどの方向に向いていようととも発火する細胞を場所細胞と定義する。

場所細胞の活動は、主に次の2種類の情報からの影響を受ける。

- (1) 視覚情報…例えば、空間内にある手掛かり刺激の位置を移動させると、場所細胞の場所フィールド(場所細胞の活動が上昇する空間内の領域)もそれに伴い移動する[3][4]など。
- (2) 身体情報（運動情報など）…例えば、手掛かり

刺激を除去するか[5]、暗闇の中[6]でも場所細胞の活動が見られるなど。

従って、場所細胞は視覚（見え）と行動の2種類の情報から作られると考えるのが自然であろう。

一方、場所細胞の生成を問題にしてその数理モデル化を試みた研究は、現在までに多数報告されている(例えば、[7][8][9][10][11])。しかしながらそれらはいずれも、視覚に関する情報のみから場所細胞の生成過程の説明を試みており、行動に関する影響が考慮されていなかった。さらにいずれのモデルも、視覚入力として複数の方向からの視覚情報を同時に入れたり、手掛かり刺激との間の角度を入力したりなど、実質的に既に入力の段階で位置の情報となっていた。視覚情報のみから場所細胞の生成を試みると、上記のような不自然な入力になると判断し、我々は見えと行動の両方が組みとなり、それと海馬特有の構造が場所細胞を発現させると考える。

最近マクノートンら[12][13]は、場所細胞の活動は位置に関する2つの情報から決められるとするモデルを提唱した。2つの情報とはすなわち、1つはラットの移動方向や速度をもとに経路積分 (path integration) システムによって割り出された位置の情報で、もう1つは視覚情報から割り出される位置の情報であり、この両方を参照して場所細胞の活動が決められる。

このマクノートンらのモデルは視覚と行動の両方を考慮しており、場所細胞の活動の性質をよく説明して

[†]東京工業大学大学院情報理工学専攻, 目黒区
Graduate School of Information Science and Engineering, Tokyo Institute of Technology, Meguro-ku, 152-8552 Japan
^{*}東京工業大学大学院総合理工学専攻, 横浜市
Interdisciplinary Graduate School of Science and Engineering, Tokyo Institute of Technology, Yokohama-shi, 226-8502 Japan

いる。しかしながら、そのモデルには位置と等価の情報を視覚情報として入力しており、かつラットは海馬において場所細胞をあらかじめ持っているということが前提となっている。ラットは生得的に二次元のマップ(認知地図[10])を持っているとするのは容易であるが、はたして本当にそうであろうか。むしろ、場所細胞はもともと学習を通して生成されたものと我々は考える。実際ラットは生後14日目から開眼とともに探索行動をしだす[14]が、場所学習をすぐに行えるわけではなくて、生後21日目以降とされており[15][16]、認知地図が初めからあるとした場合なぜそれがすぐに利用されないのかを新たに考えなければならなくなる。

本研究では、見えと行動の両方の影響を受け、それに海馬特有の構造から発現される場所細胞の数理モデル化を目指した。特に、海馬に見られる巡回回路型の構造[17]に時系列学習則をあてはめ、それとラット自身の行動が組み合わさって、場所細胞の生成に必要な見えの情報を選択し連合すると考えてモデル化を行った。第2章ではモデルの構成を説明し、第3章においてそのシミュレーション結果と考察を、第4章においてまとめと今後の課題を述べる。

2. モデル

2.1 モデルの概要

まず、本モデルの概要を述べる。本モデルは、4層のニューラルネットワークから成り、その結合様式は生理学的・解剖学的に知られている海馬の結合様式に矛盾しないように設定した。その概略を Fig.1 に示す。

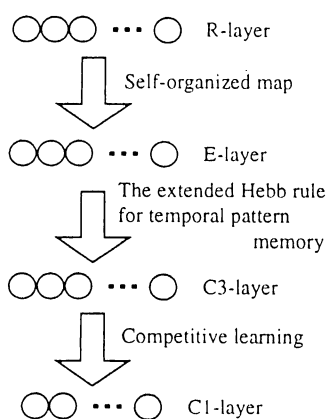


図1 モデルの構成
Fig. 1 Structure of the model.

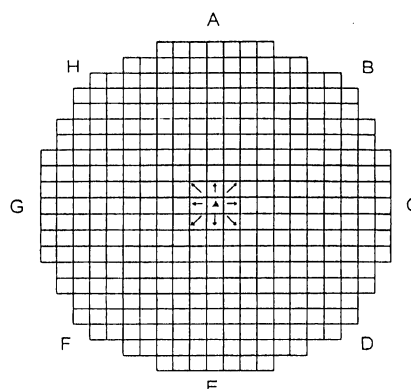


図2 モデル空間
Fig.2 Model space.

R層は感覚入力層であり、大脳新皮質の連合野を想定している。視覚情報(モデルラットが外界を見たときの見えに対応する情報)がここに入力される。

E層はR層の入力パターンを自己組織化マップ[18][19]によってクラスタリングする層である。連合野の情報の集約する所として、内嗅野、海馬台皮質または海馬の歯状回を想定している。

C3層は、E層からの入力を時間的系列にしたがって連合する層である。C3層は海馬のCA3を想定している。重松ら[20]は時系列学習が可能な、Hebb則を拡張した学習則を提案したが、E層→C3層間の結合ではそれを簡略化した学習則を用いて、E層で起こった活動の時間的な前後関係を結ぶようにした。これは、歯状回→CA3→CA1→海馬台皮質・内嗅野→歯状回という海馬体における巡回回路[17]を模した形となっている。

C1層は、C3層からの入力を競合学習によって分類する層であり、海馬のCA1を想定している。場所に対応した発火パターンは、この層とC3層において見られる。

以上のようにモデルを構築し、モデルラットの行動を通して複数の見えを選択し、それらの見えを時系列学習によって連合させ場所細胞としてコードさせようと試みた。

2.2 モデル空間

今回のシミュレーションでは、Fig.2に示したような円形のフィールドを設定した。これは、場所細胞の実験にしばしば用いられているミルクタンク[21]を模したものである。ミルクタンクとは、円形の桶にラットの足が底に届かない程度に水を入れ白く濁らせたもので、通常は桶の一部の領域にラットの足場となる台を置い

てラットを遊泳させる。本研究では21×21の格子図を円形に切り取り、その中をモデルのラットが1マスずつ動くようにした。円の外には、目印となる8つのパターンを置いた。

2.3 R層

R層は感覚入力層で、0～1の値をとる15個のニューロンから成っている。モデルラットがフィールド内を移動するたびに、モデルラットのいる場所と向いている方向に応じた視覚情報が入力される。紙数の都合上詳細は省くが、それぞれの視覚情報はモデル空間内の位置と方向が近ければそれだけお互いに似たパターンとなっており、実際の見えの移り変わりに近い形になっている。後で見るように、一つの見え(とそれに近い見えの集まり)とE層の一つの細胞が1対1対応になってさえいれば、R層の設定はあまり問題にならない。

2.4 E層

E層は、自己組織化マップによってR層のパターンの特徴抽出を行う層である。E層は700個のニューロンか

ら成り、時刻*t*におけるE層*i*番目のニューロンの出力を y_{Ei} 、膜電位を q_{Ei} 、R層*i*番目のニューロンの出力を y_{Ri} とおくと以下の式に従う。

$$q_{Ei} = \sum_{j=1}^{15} |y_{Rj} - w_{REji}| \quad (1)$$

$$y_{Ei} = \begin{cases} 1, & i = i_0, q_{Ei_0} = \min_i(q_{Ei}) \\ 0, & \text{others} \end{cases} \quad (2)$$

w_{REji} はR層からE層への結合度で、自己組織化マップの学習則[18][19]にしたがって変化する。本研究ではR層→E層の学習を、以降の層間の学習に先立って前学習として行った。そして80万ステップ計算した結果Fig.3のようになった。図中の番号は、モデル空間においてモデルラットが→方向を向いているとき、E層で発火した細胞の番号を示す。おおむね似たような見え(R層の入力パターン)はE層の同じ一つの細胞に対応

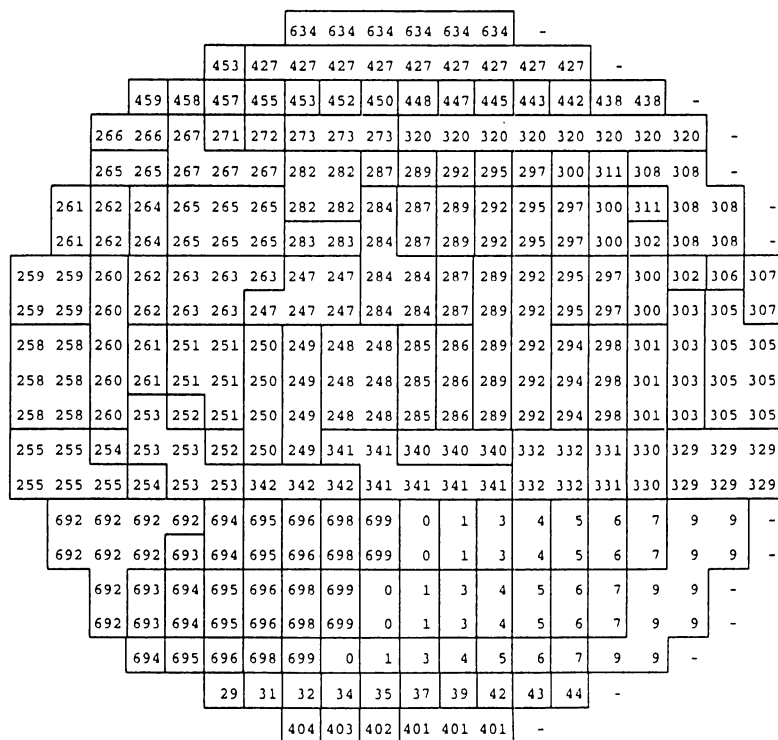


図3 各位置で→方向の見えに反応したE層の細胞の番号

Fig.3 No. of the E-cell which reacted to the view of → direction at each positions.

するようになった。このようにR層→E層の学習を行い、E層の一つの細胞を1かたまりの見えに対応させた上でE層以降の学習を行った。

2.5 C3層

C3層は、E層から入力されたパターンを時間的系列にしたがって連合する層である。C3層は700個のニューロンから成り、 i 番目のニューロンの出力を y_{C3i}^t 、膜電位を q_{C3i}^t とおくと以下の式に従う。

$$q_{C3i}^t = \sum_{j=1}^{700} w_{ECji}^t y_{Ej}^t + y_{Ei}^t \quad (3)$$

$$y_{C3i}^t = \begin{cases} 1, & q_{C3i}^t > 0 \wedge i = i_0, i_1, \dots, i_M, \\ q_{C3i_0}^t = \max_i(q_{C3i}^t), \\ q_{C3i_1}^t = \max_{i \neq i_0}(q_{C3i}^t), \\ \dots, \\ q_{C3i_M}^t = \max_{i \neq i_0, i_1, \dots, i_{M-1}}(q_{C3i}^t) \\ 0, & \text{others} \end{cases} \quad (4)$$

すなわちC3層では、 q_{C3i}^t が0より上でかつ上から M (本研究では4)番目まで大きい値の q_{C3i}^t を持つ細胞が出力1を取り、残りは0を取る。ここで w_{ECji}^t はE層からC3層への結合度で、次式に従う。

$$w_{ECji}^{t+1} = \begin{cases} w_{ECji}^t + \alpha m_j^t (1 - w_{ECji}^t), & m_j^t, y_{C3i}^t > 0 \\ w_{ECji}^t, & \text{others} \end{cases} \quad (5)$$

$$m_j^t = \begin{cases} M_{mx}, & m_j^{t-1} = 0 \wedge y_{Ej}^t = 1 \\ m_j^{t-1} - 1, & m_j^{t-1} > 0 \\ 0, & \text{others} \end{cases} \quad (6)$$

m_j^t はE層 j 番目の細胞の出力の履歴値で、 M_{mx} は正の整数値(本研究では6)である。これは重松ら[20]の提案した学習則を簡略化したものであり、例えば時刻 $t-1$ でE層 j 番目の細胞の出力の履歴値 m_j^{t-1} が0でかつ時

刻 t で y_{Ej}^t が1になったときに m_j^t が M_{mx} になり、その後1ステップ毎に1ずつ引かれて最後には0に戻る。この m_j^t が0より上のものをHebb則の対象にすることにより時系列学習が可能となり、巡回回路による時系列学習[22]と同等の効果を有することになる。

これによりC3層においては、E層で発火した細胞を順次連合して行く。E層の各細胞は個々の見えに対応していたから、C3層は複数の見えを順に連合することになる。

場所細胞とは、ある空間内のある限られた領域において、ラットがどの方向に向いていようとも発火する細胞のことであった。そのため本モデルにおいて、モデルラットの行動を通して空間内のある領域の全方向分の見えを選択し、選択した見えをC3層の細胞によって連合させれば、以降その細胞は場所細胞としての機能を持つであろう。本研究ではその点を狙って後の行動様式を設定している。

2.6 C1層

C1層は、競合学習によってC3層のパターンを分類する層である。場所細胞はすでにC3層においてみられると期待されるが、この層はC3層において発現されるパターンを直交化して結果を見易くしようというものである。

C1層は20個のニューロンから成り、時刻 t における i 番目のニューロンの出力を y_{C1i}^t 、膜電位を q_{C1i}^t とおくと以下の式に従う。

$$q_{C1i}^t = \sum_{j=1}^{700} w_{C3ji}^t y_{C3j}^t \quad (7)$$

$$y_{C1i}^t = \begin{cases} 1, & i = i_0, q_{C1i_0}^t = \max_i(q_{C1i}^t) \\ 0, & \text{others} \end{cases} \quad (8)$$

w_{C3ji}^t はC3層からC1層への結合度で、競合学習を行い次式に従って変化する。

$$w_{C3ji}^{t+1} = \begin{cases} w_{C3ji}^t + \beta (y_{C3j}^t - w_{C3ji}^t), & y_{C1i}^t = 1 \\ w_{C3ji}^t, & \text{others} \end{cases} \quad (9)$$

以上のようにモデルを構築し、次に述べる行動様式にしたがってシミュレーションを行った。なお本研究では、パラメータは $\alpha = 0.002, \beta = 0.02$ として全ての計算を行った。

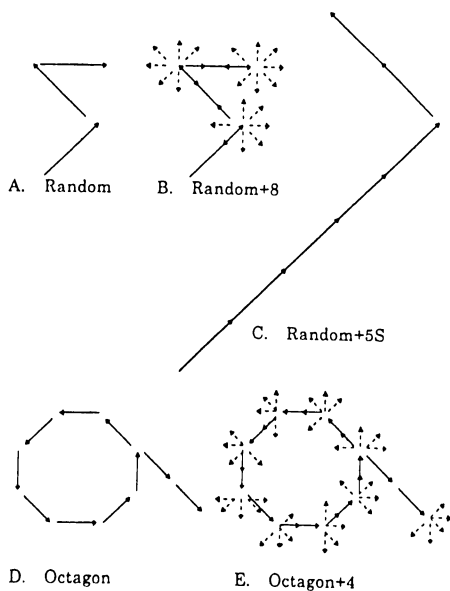


図4 行動様式
Fig.4 Movement patterns.

2.7 行動様式

本研究では行動が見えの時系列学習にどのような影響を与えるのかを調べる上で、その第一歩としてまず環境を固定して、実験者がモデルラットの移動のさせ方（行動様式）を何種類か用意し、その行動様式の違いによる場所細胞のでき方を調べた。行動様式は次の5種類を用意した（Fig.4）。

A. Random

モデルラットがフィールド内をランダムに1マスずつ移動する

B. Random+8

モデルラットがランダムに移動する度に周りを見渡す（8方向分の視覚情報を順次入力する）

C. Random+5S

5マス直進した後、ランダムに方向を選び、再び5マス進むということをくり返す

D. Octagon

一辺の長さが1～8マスの八角形をランダムに選び、1周するか壁にあたった時点で八角形を選びなおし、ランダムな方向から始める

E. Octagon+4

Dと同様に移動するが、一辺終わるたびに進行方向+左右2方向ずつを眺めてから次の一辺に進む

Aは、モデルラットがランダムに移動しても場所細胞が生成されるかどうかを調べるために設定した。Bは、ラットが新規の環境に置かれた場合に見られる行動を模したものである。Cは、Aで場所細胞の生成が見られた場合に、行動のどのような点が場所細胞生成の要因となったかを調べるための一つとして、直進的な行動の重要性を見るために設定した。DとEは実際のラットの動きを模したものであり、周りをとときどき見ているか見ていないかの違いを調べるために設定した。

以上の行動様式をそれぞれ別々にモデルに適用した。

3. シミュレーション結果と考察

この章ではAからEの各行動様式を本モデルに適用した結果を示す。全体としては、まずモデルラットの行動様式の違いが場所細胞生成の有無を分けたことを示して、行動と時系列学習との関係を考察し、次に場所細胞が生成されても行動様式によってはその活動が不安定であったことを示してその考察を行う。

それではまず、行動様式の違いが場所細胞生成の有無を分けたことを示そう。

Fig.5は、C1層の細胞において見られる典型的な反応結果を示している。色の濃い領域ほど活動が高く、より多くの方向の見えと反応を有することを示す。計算量は、各行動毎に10万回である。Fig.5からわかるように、場所細胞としての反応を現すようになったのはRandom、Random+8、Octagon+4の3つの行動様式で、Random+5SとOctagonの行動様式に関しては場所細胞の生成は見られなかった。

ここで場所細胞の定義を本モデルにあわせてもう少し具体的にしよう。本モデルでは、モデル空間内において7 or 8方向の見えに反応したマス目を1つ以上40個以下まで持つC1層の細胞を場所細胞と定義する。このように定義して、各行動様式毎に場所細胞の合計をプロットしたのがFig.6である。

Fig.6を見ると、行動様式によって場所細胞生成の有無がハッキリと別れたのがよく分かる。特にOctagonとOctagon+4は、進行方向に対して左右の見えをモデルに時々入力しているか否かの違いだけでも関わらず、それが場所細胞生成の有無を分けた。また、Random+5SとOctagonのように直進的な行動が多い場合には、モデルの細胞が場所情報を持つことは少ないが、仮に直進的な行動が多くても、Octagon+4のように適当な間隔で「周りを眺める」という行動があれば、場所細胞は十分

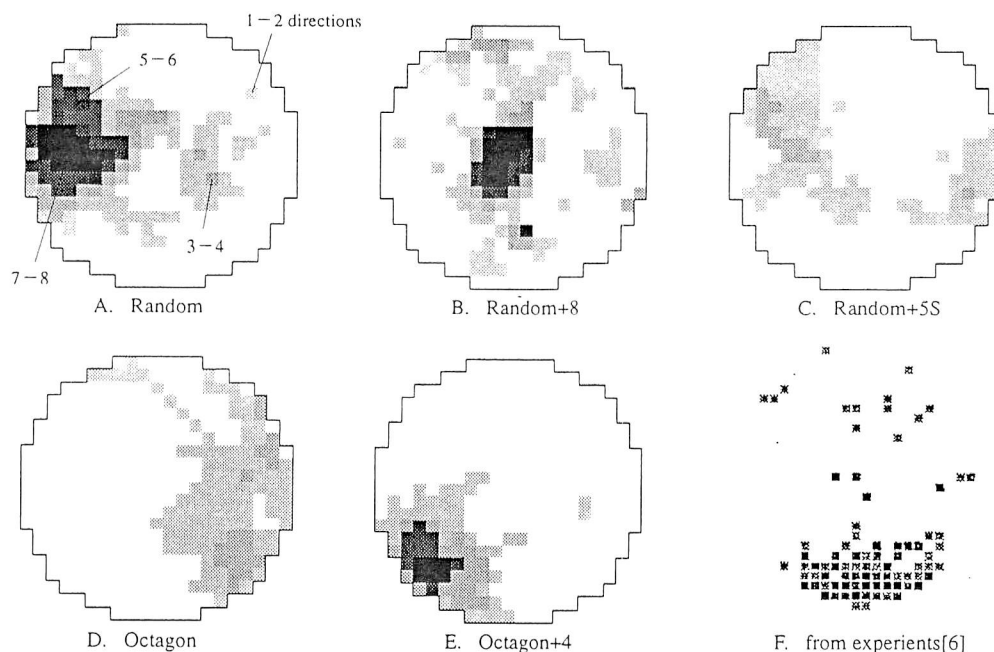


図5 各行動様式に対するC1層の細胞の典型的な反応例
Fig.5 Examples of C1-cell reaction for each movement pattern.

に生成され得るといことが分かった。

以上の結果を理解するために、ここで本モデルにおいて場所細胞が生成されるための要件を考えてみよう。C3層は時間的に近い順序で入力された見えの情報を連合するから、場所細胞の生成には、モデルラットはその短い時間の間に同じ位置で異なる方向をなるべく多く見るのが望ましい。そのように行動することによって、モデルラットが次に同じ位置に来たときに同じ細胞が発火する確率が高くなり、その位置でその細胞が

まだ連合していない方向の見えも連合しやすくなる。こうして、ある位置の全方向分の見えが同じ一つの細胞に連合されて場所細胞になるのである。

そのために、同じ場所で異なる方向を見る機会が多いRandom, Random+8, Octagon+4のような行動では場所細胞が生成され、直線的に進んで周りを見ることのないRandom+5SやOctagonのような行動では場所細胞の生成が見られなかったと考えられる。

行動を通して見えを選択し、選択された見えをC3層で連合することによって場所細胞が生成されるという関係は、C1層において場所細胞ができるまでの過程を調べた結果からもうかがえる。Fig.7は、モデルラットがRandomとして行動したときの典型的な例を示している。一番上の段はモデルラットがモデル空間内の各位置を通過した頻度の経時変化を示し、まん中と一番下の段はそれぞれC1層6番目と12番目の細胞の活動の経時変化を示している。

Fig.7に示したように、はじめの500ステップまでに個々の細胞のおおまかな場所フィールドが決められ、モデルラットがその領域を通過することによって正確に場所フィールドが確定されるというパターンが多く見られた。場所細胞の生成には、本研究の場合モデル

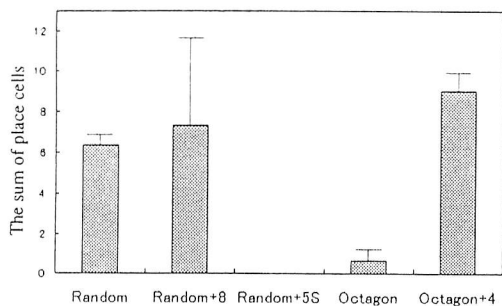


図6 行動が場所細胞生成の有無を決める
Fig.6 Movement patterns decide whether place cells are produced or not

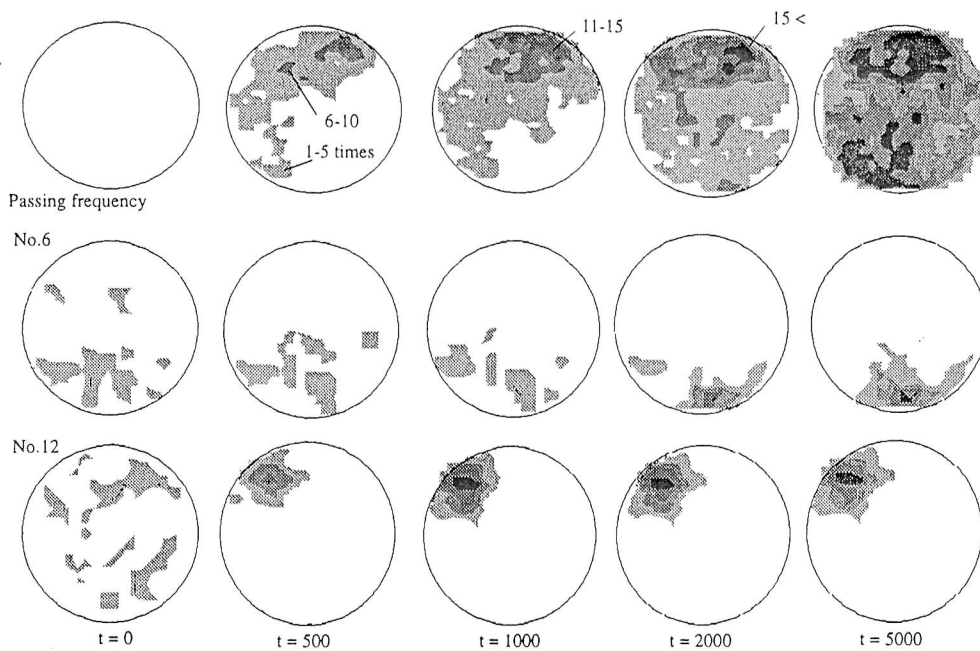


図7 場所細胞生成過程のシミュレーション例
Fig.7 Simulation results of the place cell production process.

ラットが実際にモデル空間内を行動しながら複数の見えを連合していく必要があることが分かる。

次に, Random, Random+8, Octagon+4において生成された場所細胞の安定性を調べた。その結果, RandomとOctagon+4で生成された場所細胞については計算中ずっと安定に存在し続けたが, Random+8については常に変化がみられ, 場所細胞の生成消滅と, 場所領域の変形等を繰り返した。その典型的な例を Fig.8, 9に示す。RandomとOctagon+4で生成された場所細胞は, Fig.8のようにその形をほとんど変えずに存在し続けた。しかしRandom+8では, Fig.9のように不規則に変化し続け, ときには場所フィールドが消滅したり, 逆にモデル空間全体の8割以上を一つの細胞で占めたりした。

以上のような, モデルラットの取る行動様式の違いによる安定性の差は, C1層の細胞1個あたりの活動の変動量を調べると顕著であった。初期値をランダムに換えて各行動様式あたり3回計算をした結果を Fig.10, 11に示す。Fig.10を見るとOctagon+4とRandomの変動量は計算の初期を除いて低くとどまっていたが, Random+8の変動量は常に高く, その幅も大きかった。これらの値を各行動様式毎に合計して細胞1個あたりの平均を取ると(Fig.11), Random+8とRandom, Octagon+4

との間の差は歴然であった。逆に, RandomとOctagon+4の間にはほとんど差が見られなかった。

Random+8で生成された場所細胞は, なぜ不安定であるのだろうか。結論から言うと, C1層の細胞同士が競争を行うためである。先の議論で, モデルラットが周りをよく見ればそれだけ場所細胞が生成されやすくなることが分かった。ここでRandom+8の場合を考えてみると, モデルラットがある軌跡を辿ってモデル空間内のある位置に来たとき, Random+8の場合そこでひと回りし, 結果としてC1層のいずれかの細胞がその位置で場所細胞を形成する。そしてモデルラットがその位置から1マス動いて再びひと回りしたとき, C1層の同じ細胞が発火する可能性も高いであろうが, 別の細胞が発火して場所細胞を形成する可能性もある。こうして, 次にモデルラットが同じ位置に来たときに, 辿ってきた軌跡によって異なる場所細胞が発火するようになると考えられる。

このことはC1層における細胞1個あたりの平均結合度からも示唆される(Fig.12)。Fig.12は, 各行動様式毎にC1層における細胞1個あたりの平均結合度を表したものである。計算量は各行動様式毎に20万回×3である。Fig.12を見ると, Random+8における結合度は

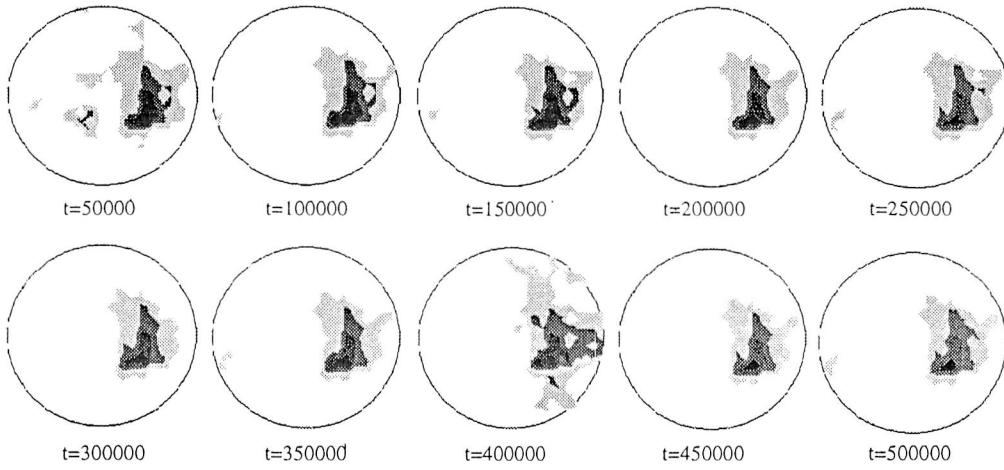


図8 C1層の細胞活動の経時変化 (Octagon+4)
Fig.8 The time course of reaction on the C1-cell (Octagon+4).

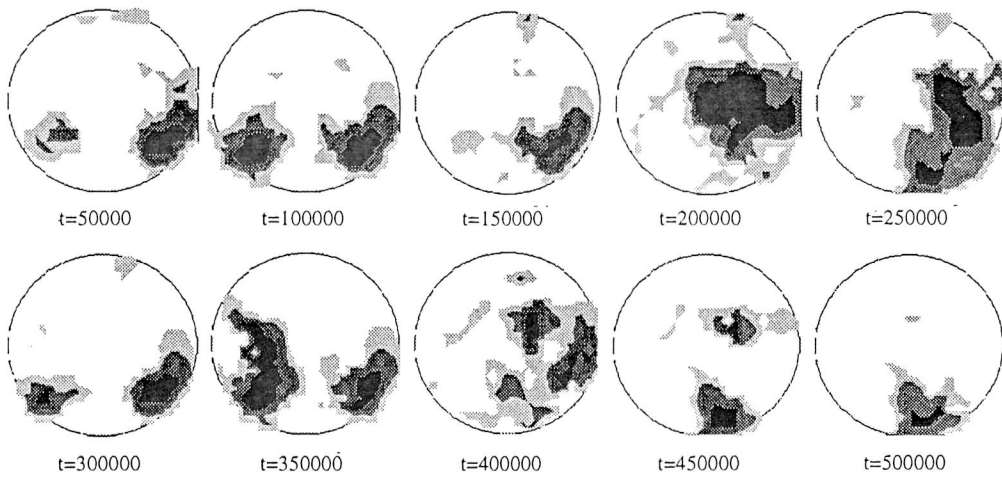


図9 C1層の細胞活動の経時変化 (Random+8)
Fig.9 The time course of reaction on the C1-cell (Random+8).

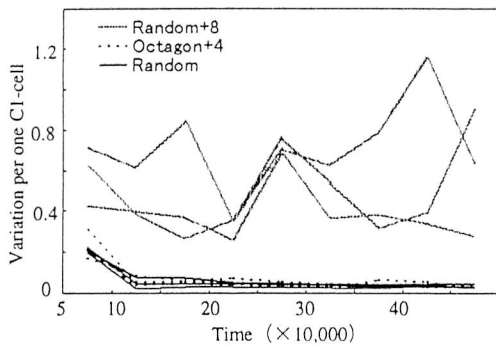


図10 C1層の細胞1個あたりの変動量の経時変化
Fig.10 The process of variation per one C1-cell.

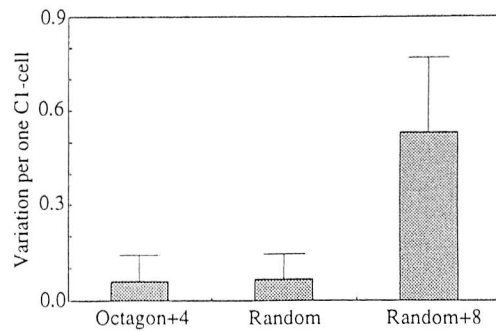


図11 C1層の細胞1個あたりの平均変動量
Fig.11 Variation per one C1-cell.

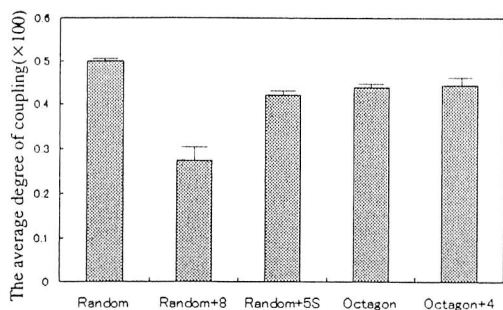


図 12 C1 層の細胞 1 個あたりの平均結合度
Fig.12 The average degree of coupling per one C1-cell.

他の行動様式に比べて低いのに気付く。これは、Random+8では同じ見えを入力してもC1層において発火する細胞が頻繁に変わるため、結合度がなかなか収束せず他の行動様式に比べて低い値にとどまると見ることができる。

逆に Random や Octagon+4 では、周りを見る機会が Random+8 ほど近接で起こることは少ないために、C1 層で形成された場所細胞はうまく「住みわけ」し競争が起こらないのであろう。

4. まとめと今後の課題

以上により、視覚情報としての見えの情報のみを入力として、それにモデルラット自身の行動と海馬体サーキットを近似した時系列学習を組み合わせることで、ラット海馬に見られる場所細胞の生成過程を従来までよりも自然な形で説明することができた。

本モデルの場合、モデルラットの行動様式をどう選ぶかで場所細胞の生成の有無、さらにはその安定性が左右されることが分かった。安定な場所細胞が生成されるには、モデルラットが「適度に」周りを見ることが不可欠であり、直線的に移動すると場所細胞は生成されず、逆にあまり頻繁に周りを見ると場所細胞の生成・変形・消滅を繰り返し不安定になることが分かった。これは、行動を通して見えを選択し、選択された見えを時系列学習によって連合するという本モデル特有の仕組みからなるものであった。

しかしながら、本モデルのような場所細胞生成機構が、具体的にどのような形で行動に反映されているのかを本モデルは説明していない。実際のラットは、場所細胞の他に海馬周辺に見られる方向細胞 (Head direction cell) [23][24] などをもとにして適切な行動を選んで

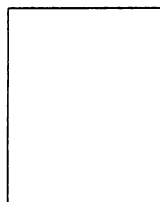
いると考えられるが、具体的な仕組みは今後の課題として残されている。

今後は、障害物が加わった場合などより動的な環境と実際の行動を取り入れて、場所細胞の生成過程と安定性をより詳細に調べたい。その上で前述のような、行動選択への具体的な反映のされ方に迫りたいと考える。

文 献

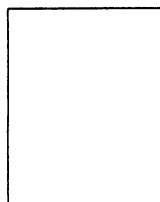
- [1] J. O'Keefe and J. Dostrovsky, "The hippocampus as a spatial map preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat," *Brain Res.*, vol.34, pp.171-175, 1971.
- [2] J. O'Keefe, "Place units in the hippocampus of the freely moving rat," *Exp. Neurology*, vol.51, pp.78-109, 1976.
- [3] J. O'Keefe and D. H. Conway, "Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire," *Exp. Brain Res.*, vol.31, pp.573-590, 1978.
- [4] R.U. Muller, J.L. Kubie and J.B. Ranck, Jr., "Spatial firing patterns of hippocampal complex-spike cells in a fixed environment," *J. Neurosci.*, vol.7, pp.1935-1950, 1987.
- [5] J. O'Keefe, and A. Speakman, "Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task," *Exp. Brain Res.*, vol.68, pp.1-27, 1987.
- [6] G.J. Quirk, R.U. Muller, and J.L. Kubie, "The firing of hippocampal place cells in the dark depends on the rat's recent experience," *J. Neurosci.*, vol.10, pp.2008-2017, 1990.
- [7] D. Zisler, "A computational model of hippocampal place fields," *Behav. Neurosci.*, vol.99, pp.1006-1018, 1985.
- [8] P.E. Sharp, "Computer simulation of hippocampal place cells," *Psychobiology*, vol.19, pp.103-115, 1991.
- [9] N.A. Scmajuk, and H.T. Blair, "Stimulus configuration, spatial learning, and hippocampal function," *Behav. Brain Res.*, vol.59, pp.103-117, 1993.
- [10] M.L. Shapiro, and P.A. Hetherington, "A simple Network model simulates hippocampal place fields: parametric analysis and physiological prediction," *Behav. Neurosci.*, vol.107, pp.34-50, 1993.
- [11] N. Burgess, M. Recce, and J. O'Keefe, "A model of hippocampal function," *Neural Networks*, vol.7, pp.1065-1081, 1994.
- [12] B.L. McNaughton, C.A. Barnes, J.L. Gerrard, K. Gothard, M.W. Jung, J.J. Knierim, H. Kudrimoti, Y. Qin, W.E. Skaggs, M. Suster, and K.L. Weaver, "Deciphering the hippocampal polyglot: the hippocampus as a path integration system," *J. Exp. Biol.*, vol.199, pp.173-185, 1996.
- [13] A. Samsonovich, and B.L. McNaughton, "Path integration and cognitive mapping in a continuous attractor neural network model," *J. Neurosci.*, vol.17, pp.5900-5920, 1997.
- [14] R. C. Bolles, and P. J. Woods, "The ontogeny of behaviour in the albino rat," *Animal Behav.*, vol.12, pp.427-441, 1964.
- [15] S. L. Rauch, and L. A. Raskin, "Cholinergic mediation of spatial memory in the preweanling rat: Application of the radial arm maze paradigm," *Behav. Neurosci.*, vol.98, pp.35-43, 1984.
- [16] 岡市 広成, 畑 敏道, "Morris 型水迷路におけるラットの場所

- 学習の発達,” 動物心理学研究, vol.47, pp.3-11, 1997.
- [17] 加藤 宏司, 伊藤 憲一, 工藤 佳久, “可塑性—海馬のシナプス長期増強を中心にして—,” in 神経細胞が行う情報処理とそのメカニズム—脳とコンピュータ3, 松本 元, 大津 展之編., pp.89-138, 培風館, 東京, 1991.
- [18] T. Kohonen, “Self-organized formation of topographically correct feature maps,” Biological Cybernetics, vol.43, pp.59-69, 1982.
- [19] T. Kohonen, “Self-organization and associative memory,” 3rd ed., Springer-Verlag, New York, 1989.
- [20] 重松 征史, “神経回路素子と学習・記憶,” in 脳・心・コンピュータ, 日本物理学会 編., pp.173-193, 丸善, 東京, 1996.
- [21] R. Morris, “Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat,” J. Neurosci. Meth., vol.11, pp.47-60, 1984.
- [22] 森田 昌彦, “連想記憶の海馬モデル,” 信学論 (D-II), vol.J72-D-II, pp.279-288, 1989.
- [23] J.B. Rank, Jr, “Head-direction cells in the deep layers of dorsal pre-subiculum of freely moving rats,” Soc. Neuroscience Abstr., vol.10, pp.599, 1984.
- [24] J.S. Taube, R.U. Muller and J.B. Rank, Jr, “Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats,” J. Neurosci., vol.10, pp.420-435, 1990.



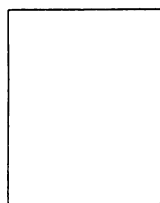
青田 佳人

平5千葉大・園芸・環境緑地卒。平8東工大大学院・情報理工・数理計算科学専攻修士課程了。現在、同大学院博士課程在学中。生命情報システム、応用数理に関する研究に従事。



三宅 美博 (正員)

昭58東大・薬卒。平1同大学院博士課程了。同年金沢工大・工・情報工学科助手。同大講師, 助教授を経て現在, 東工大・総合理工・知能システム科学専攻助教授。薬博。生命情報システム, 非線型システム, ヒューマンインターフェースの研究に従事。生物物理学会, 計測自動制御学会, IEEE 各会員。



鵜飼 正二 (非会員)

昭37京大・工・原子核工学科卒。昭39同大学院修士課程了。昭42同大学院博士課程了。同年同大・工・数理工学科助手。現在, 東工大情報理工学研究科数理・計算科学専攻教授。工博。非線形偏微分方程式論, 応用数理に関する研究に従事。著書「輸送方程式論」, 日本応用数理学会理事, 日本数学会会員。