

計算論的神経科学と生物数学

ATR 脳情報研究所所長 川人 光男

レクチャーノート作成：柴田 和久（奈良先端科学技術大学院大学）

1. 計算論的神経科学とは何か

「脳の機能を、その機能を脳と同じ方法で実現できる計算機のプログラムあるいは人工的な機械を作れる程度に、深く本質的に理解することを目指すアプローチ」を計算論的神経科学と呼ぶ。「脳の機能を計算機のプログラムあるいは人工的な機械で実現する」というところだけを抜き出してくれば、これは人工知能あるいはロボティクスの研究となる。この場合、実現される機能さえ同じであれば、計算自体が脳の原理に基づいていなくてもよい。だが例えば歩行という動作 1 つ取っても、実現するのはすごく難しい問題である。一方、「脳の機能を理解する」というところだけ取れば、これは神経科学である。神経科学では脳のどの部位がどんな機能に関わっているかを精密に調べることができる。しかしそれでは機能全体の枠組みが見えてこない。ではどうしたらよいのか。「脳と同じ原理で動いているものを実際に作ってみる」ことが大切であると考えられる。

このような考え方に基づいて、私は ATR 脳情報研究所でこれまでロボットの見まね学習や非侵襲脳機能イメージング手法を使った研究に関わってきた。今回はその例として私が長年取り組んできた小脳フィードバック誤差学習についてと、最近取り組み始めたブレインマシンインターフェース (BMI) を用いた操作的脳科学の進歩について紹介する。

2. 小脳フィードバック誤差学習

2. 1. 小脳の構成

小脳は後頭部やや下側に位置し、上に大脳皮質がかぶさる格好になっている（図 1 の破線で囲まれた領域）。その表面積は大脳皮質の半分、重さは 1/10 であるにもかかわらず、ニューロン数は小脳のほうが多い。最近では認知的な機能と関わりがあることがわかってきており、小脳の体積や重さと個人の運動能力、言語的な記憶能力や知能指数 (IQ) の間に相関があるといわれている。

小脳皮質の神経回路の構造は一樣で、どこを取ってきても図 2 にあるような構造が見られる。小脳皮質は、脊髄や大脳からの信号を伝える苔状線維と、脳幹の下オリーブ核からの登上線維という 2 種類の入力を受ける。小脳皮質の入力細胞である顆粒細胞は、大脳皮質のすべてのニューロンに匹敵するほど数が多く、それぞれが数本の苔状線維の入力を受け、その軸作を小脳の皮質に沿って並行線維として送っている。小脳皮質の唯一の出力細胞であるプルキンエ細胞は、並行線維と直交する平面内に樹状突起を広げ、約十万本もの

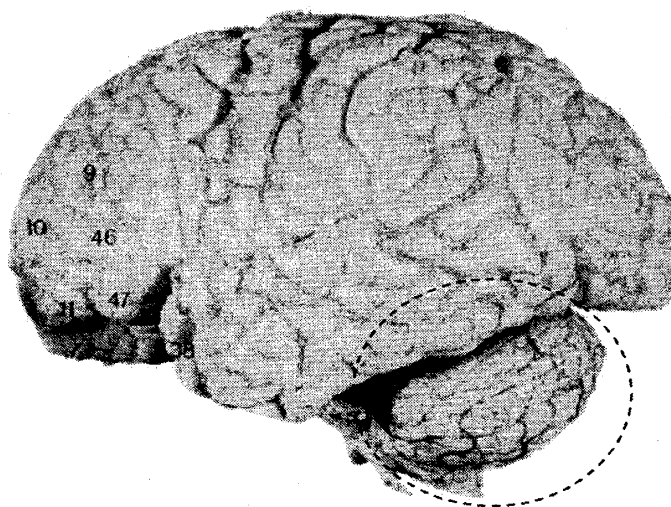


図 1. 大脳皮質と小脳

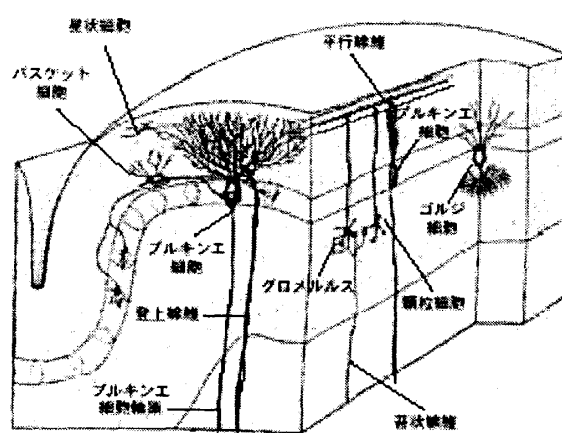


図 2. 小脳皮質の神経回路

並行線維からシナプス入力を受ける。一方、1 個のプルキンエ細胞に入力される登上线維入力はたった一本で、樹状突起の細胞体に近い部分に絡みつくようにたくさんのシナプスを形成している。平行線維入力によって引き起こされるプルキンエ細胞のスパイクはその形から単純スパイクと呼ばれ、登上线維入力によるものは複雑スパイクと呼ばれる。複雑スパイクの頻度は低く、通常 1~2Hz である。

2. 2. 小脳内部モデル理論

無数の並行線維入力と、たった 1 つの登上线維入力というプルキンエ細胞への特徴的な入力構造に対し、Marr と Albus は「小脳パーセプトロン」仮説を提案した。彼らによると、登上线維入力を教師信号として、平行線維入力とプルキンエ細胞の樹状突起の間のシナプス加重が変化し、パーセプトロン型の学習が行われている。この仮説では、無数の顆粒細胞は多層パーセプトロンの中間層として存在し、高次の基底関数系を構築するために用い

られる。この考察から、小脳が教師あり学習によって入出力変換を学習する神経回路の集まりであるということが示唆された。

2. 3. 小脳フィードバック誤差学習

動物は誰でもフィードバック運動制御を行うことができる。フィードバック制御とは、運動の目標軌道と実際の軌道のズレを計算して、それを減らす方向に運動指令を修正する制御のことである。人工システムの場合、単純な系ではフィードバック制御だけで高精度な運動が実現できるが、非線形なダイナミクスを持つ多関節系では高速で正確な動きは実現できない。また、実際の神経系におけるフィードバック遅延は数十ミリ秒から数百ミリ秒に及び、かつフィードバックゲインもあまり高くないということがわかっている。そこで考えられたのは、運動を目標軌道に沿って行うために必要な間接トルクを、あらかじめ制御系の運動方程式をもとに計算して与えるフィードフォワード制御法である。

フィードフォワード制御系で数学的に理想なのは、制御対象とちょうど逆の特性を持った逆モデルである。人間の体の特性は成長過程で激しく変化するので、このような逆モデルが生得的に存在することは考えにくく、何らかの形で適応的に獲得されているはずである。川人らは、小脳皮質が運動の逆モデルの獲得に関わっていると考え、小脳フィードバック誤差学習モデルを提案した（図3）。例として制御対象が腕の場合を考える。このとき学習すべき関数は、腕の目標軌道に対してそれを実現するために必要なトルクを与える、腕のダイナミクスの逆モデルである。一般に逆モデル学習では、逆変換が存在するかどうか、そして存在しても解が一意に定まるか、という不定性の問題がある。川人はフィードバック制御回路の出力が逆モデル学習の擬似的な誤差信号として使えることを発見した。その学習方法は以下の式で与えられる：

$$\frac{dw}{dt} = \varepsilon \left(\frac{\partial \tau_{ff}}{\partial w} \right)^T \tau_{fb} \quad (1)$$

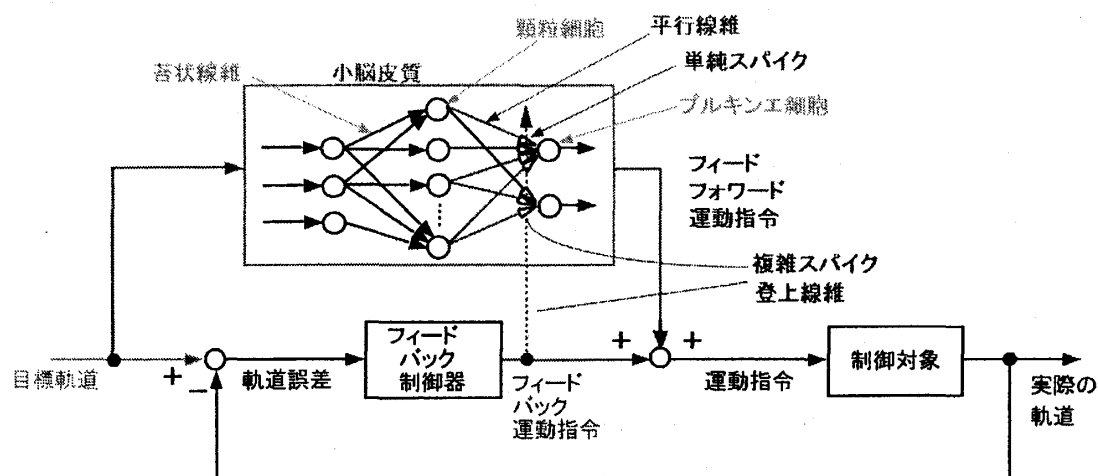


図3. 小脳フィードバック誤差学習モデル

ここで dw/dt はプルキンエ細胞の樹状突起と平行線維の間のシナプス荷重の変化量、 τ_{ff} は逆モデルの出力する運動指令、 τ_{fb} は逆モデルに入力されるフィードバック制御器の出力である。(1)式は長期減弱・長期増強のモデルともよく対応している。

フィードバック誤差学習は時間遅れによりフィードバック制御の難しい空気圧人工筋肉を使ったロボットアームの制御やヒトの腕のシミュレーションなどに取り入れられたが、小脳におけるフィードバック誤差学習の表現については、眼球運動系を用いて詳しく調べられている。河野らのグループは、追従性眼球運動 (OFR) 中の小脳プルキンエ細胞の活動を記録し、平行線維入力による単純スパイク発火が、眼球の位置、速度、加速度の線形和によってよく再現されることを示した。さらに小林らは登上線維入力による複雑スパイクの解析を行い、複雑スパイクも、複数回の試行の平均を取れば、眼球の位置、速度、加速度の情報を表していることを明らかにした。つまり、登上線維からの低発火頻度の入力、個々の試行においてフィードバック信号として使えるほどの信頼度はないが、反復指向による学習のために十分な情報を伝え得る。小脳は様々な認知機能に関連していると考えられており、眼球運動系の知見から得られた情報だけで機能を理解したと考えるのは早計であるが、小脳はどここの部分を取ってきても一様の構造であることを考えると、フィードバック誤差学習の仕組みが小脳全体に一般的なものかもしれないという期待はある。

3. ブレインマシンインターフェースと制御脳科学

3. 1. 相関を越えて

これまでのシステム神経科学を一言でいえば、実験者の与える物理的な刺激あるいは実験者の立てたモデルが与える説明変数の変化と、それに伴う脳活動変化の間の相関を調べるものであった。しかしこれは刺激と脳活動の間の因果性を保証するものではなく、相関があったからといって実験者の立てたモデルが脳の中で実際に表現されているということとはできない。分子生物学であれば、遺伝子や蛋白質を操作することで因果性を検証することができる。これからの脳科学にも、これに当たる方法論が必要であろう。部位破壊や遺伝子変異種を利用する手段があるが、それらが脳の情報表現の調べたい一部だけを変化させているという保証はないし、またこの手段でヒトを調べることは困難である。従って、脳を壊さずに情報を抽出し、その情報をもとに被験者に情報をフィードバックし、それによって取り出された脳情報の変更と、脳全体の活動変化を追う、という方法論が必要である。これによって理論とデータの因果性を保障しておいて、制御に基づいた理論の展開をするということができるだろう。

3. 2. ブレインマシンインターフェース

このような実験系の候補の 1 つにブレインマシンインターフェース (BMI) がある。デューク大学の Nicolelis らは、サル運動野からのニューロン記録によってコンピュータスクリーン上のカーソルを、サル自身が制御できるようになることを示した。このときサルは腕を動かすことなく、画面上のカーソルの位置だけから自分の脳活動を制御し、カー

ソルを動かしている。このような技術は首から下が麻痺した被験者（C4 レベル背損患者）にも応用され、患者が電子メールを読み、テレビを見ることを可能にしている。

これらの脳を読む技術はいずれも侵襲的な方法であるが、ATR の神谷之康研究員は非侵襲の脳活動計測手法である fMRI (functional Magnetic Resonance Imaging) を用いて、被験者の脳画像から視覚情報や主観的な注意の状態のデコーディング（復号化）に成功している。図4は被験者がどの向きの縞模様を見ているかを fMRI の情報から当てるという実験の結果を示している。最近ではこの手法は、じゃんけんでは何の手を出しているかのデコーディング、何を発声しているかのデコーディングや MEG (脳磁図) を用いての視覚注意のデコーディングなどに応用されている。このような脳の状態を読む技術は、脳に情報をフィードバックする技術と組み合わせることで、脳から得た情報を使って脳活動を制御するという新しい方法論を可能にするかもしれない。

4. おわりに

講義の最後に、生物数学に対して感じていることを述べる。現在、しっかりとした理論やモデルが生物学において確立されているとは言い難い。この状態で本当に数学ができるのだろうか心配している。しかし逆に、生物学で理論とモデルがうまくいっていないのは、適切な数学が存在しないあるいは本当はあるのに使っていないからなのかもしれない。今まで使われてこなかった新しい数学を持ってくると、難しくて手をつけるのが難しかった神経科学の難問がすっきり解決されるのかもしれない。この意味で、今回の集まりには強い期待を寄せている。