

# 脳の科学 第7回

担当：浅川伸一

brain.science@cis.twcu.ac.jp

霜月 14 日, 2008 年

## 第6章 脳はどのように情報を伝えるのか

### 1 再び脳の情報表現について

- 発火頻度表現 rate coding

スカラー表現: 個々の細胞の活動が, 外界の変数の特定の要素の有無や, 強弱を表現し, それらの要素の組み合わせによって特定の物体や状況が表現される。

おばあちゃん細胞表現: スカラー表現のように, 個々の要素にそれぞれのニューロンが対応しているのではなく, 単一のニューロンが外界の特定の事物がもつ組み合わせを表現する。おばあちゃん細胞仮説にたつと, 各特徴の組み合わせに応じて多数のニューロンが必要となるという問題がある。パーロウの「単一ニューロン主義」とも言う。

ホピュレーション表現: 個々のニューロンが, 個別の要素や事物に対応するのではなく, 複数の変数に対してゆるやかな反応選択性をもって応答する。この場合, 個々のニューロンだけでは正確な情報はコーディングできないが, 多数のニューロンの活動により多次元の情報が正確に表現できる。

空間パターン表現: ホピュレーション表現の場合, 個々のニューロンには, ある程度の反応選択特性がある。しかし, 空間パターン表現では, ニューロンの集団としての活動パターンが何らかの情報を表現していて, 個々のニューロンはそれ自体としては特定の意味を持たないとする。すなわちこのニューロンには個性がないとする。

- タイミング表現 timing coding

時間差表現: スパイクの数ではなく, どのニューロンからのスパイクが先に到達したか, あるいは, その時間差に情報が表現されているとする考え方。聴覚神経などでは時間差表現を支持するデータもある。

同期表現: 複数の細胞が数ミリ秒のオーダーで同期しているスパイクを発することが、情報を表現しているとする考え方。例えばネコの視覚野における 40 Hz の同期発火。

発火パターン表現: 単一あるいは複数のニューロンのスパイク時間間隔のパターンが、情報を表現しているとする考え方。Abeles の synfire chain がこれに当たる。

ダイナミックシナプス: 入出力のスパイクが時間差に依存して変化していることが知られている。

### 1.1 おばあちゃん細胞仮説が破綻を来す理由

1. ほとんどのニューロンは、不規則な自発的発火 spontaneous firing を絶えず発している。このことは、発火の変動の幅（標準偏差）が、その時間間隔の平均値とほぼ等しいことを意味する。すなわち単一のニューロンは信号 / 雑音の比 (SN 比) が悪く、詳細な情報を十分に表現するには不向きである。
2. 一つのニューロンのスパイクは、シナプス結合しているニューロンに極めて小さな電位変化しか起こさず（一つのニューロンにシナプス結合しているニューロンの数は数千から数万以上）、単独ではほとんど無力である。すなわち単一ニューロンの活動のみで情報を表現しても、その情報は次のニューロンに十分には伝わらず無意味となる。
3. 実験場面で恣意的に選んだ多くの刺激を用いるとき、一つのニューロンが複数の刺激属性に対して応答することが多い（例えば、第一次視覚野の方位選択ニューロンは同時に運動方向選択性も持つ）ニューロンの選択性が唯一の情報のみを伝達しているわけではない。
4. ある特定の機能に関わる脳部位が損傷を受けたとき、その部位の機能を代償するように、その働きを変化させるニューロンが存在する。あらかじめ各ニューロンが特定の情報のみを表現していたとすると、この機能代償はほとんど不可能である。
5. ある事象は、さらに細かい組み合わせも生み出しうる。「おばあちゃん」と「青い帽子をかぶったおばあちゃん」、「青い帽子をかぶって電車に乗っているおばあちゃん」、「青い帽子をかぶって電車に乗って窓の外を見ているおばあちゃん」などなど。これら膨大な数の組み合わせを一つのニューロンで表現するのは無理がある。
6. 情報の類似度や構造を単一のニューロンの活動で表現することは難しい。
7. 多数のニューロンが毎日死滅しているにもかかわらず、情報の脳内表現が失われること稀である。アルツハイマー病やヘルペス脳炎など進行性の病気の場合は、さらに多くの細胞が死滅しているので日常的な記憶が崩壊する。

以上の理由から、ニューロンの集団とその協調が情報を表現していると考えの方が自然である。

## 2 ポピュレーションベクトルコーディング

不確かで SN 比の悪いニューロンに正確な情報を伝達させるため、複数のニューロンの活動が情報を符号化 (コーディング) しているという考え方がある。これをポピュレーションベクトル population vector という。図 1 は、サルの運動野のニューロンから計算されたポピュレーションコーディングである。

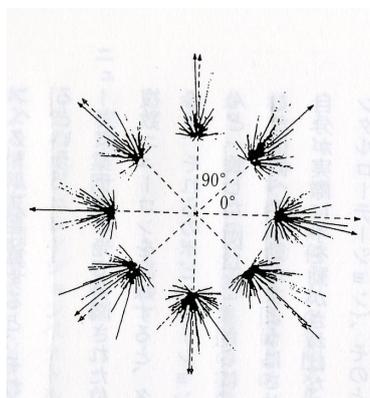


図 1: サルの運動野から記録されたポピュレーションベクトル。矢印のついた実線は個々のベクトルから計算されたポピュレーションベクトル。矢印の点線はサルが実際に行った運動方向。サルの実際の行動とポピュレーションベクトルとが見事に合致する

## 3 情報の表現

日常場面では、さまざまな情報の組み合わせがある。だから、あらかじめニューロンの組み合わせが備わっていると考えるのは実情にそぐわない。そうではなく、ニューロン集団は動的に組み合わせさったり、離れたりしているのであろう。すなわちニューロン同士のつながりは多種多様に、しかも数多く用意されており、その中から特定の集団を選ぶことにより、ニューロンの集団が一時的に形成されると考えた方が良いのかもしれない。

例えば、サルにある刺激を見せた後、数秒間それを覚えていなければならない課題を行わせると、そのサルの側頭葉前腹側部のニューロンは刺激を覚えている間中、数ヘルツの周期的な活動を示すことが知られている。ニューロンの周期的活動はオシレーション oscillation(振動現象) と呼ばれる。

もし互いに興奮性の結合を持つニューロンにより集団が作られているとすると、そこへの入力集団内に反響性の興奮を持続的に引き起こす。このようなポピュレーションを用いれば、一つ一つのニューロンの活動が不安定であっても外界の刺激を正確に表象できる可能性がある。

ニューロン同士の活動の同期，相関を表す言葉は，オシレーション oscillation，シンクロナイゼーション synchronization，コヒーレンス coherence，アンサンブル ensemble などと呼ばれる。このような相関したニューロンの活動が情報の表現の基本単位であるという仮説がシンファイア synfire という。

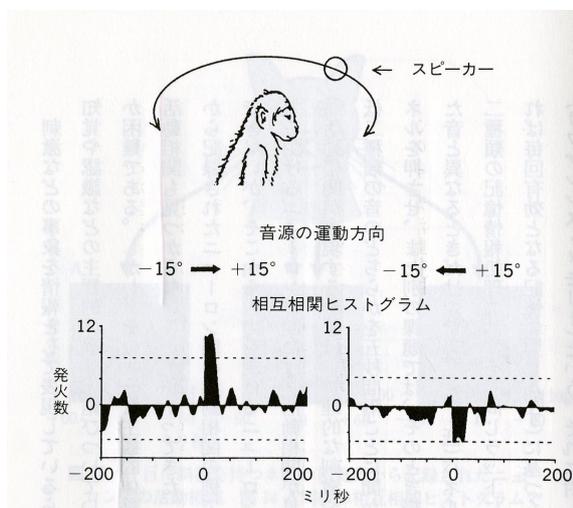


図 2: サルの聴覚野から同時記録した 2 つのニューロンの活動相関。グラフは一方のニューロンが発火した時点をもとに、その時間的前後におけるもう一方のニューロンの発火頻度の度数分布を表している。この度数分布にピークが見られるとすると相関があったことを表す。音源を -15 度から +15 度へ動かした際 (グラフ右) にはピークが現れており、反対方向へ動かした場合には発火数の減少が見られる。[12] より

ニューロンの相関が認識と直接結びつくのかどうかは定かではない (すべての研究者によって合意された定説となっているわけではない)。だが，サルの両眼視野闘争を用いた実験で，主観的体験を欠いているときにはニューロン間の相関も見られないという研究もある。

## 4 セルアセンブリ

ニューロン間の相関は，多数の相互に結合したシナプスの中から，特定のシナプス結合を選択的に賦活し，それが短期間で変化して行くことを意味する。すなわち，機能的結合が処理すべき情報に応じて逐一変化し，ニューロン集団が特定の情報処理のために次々と形成されていくことを意味している。

このようなニューロン集団のことをセルアセンブリ cell assembly という。セルアセンブリという概念は，Hebb[6] の提案した概念である。セルアセンブリは次のような特徴を持つ。

1. セルアセンブリを構成する個々のニューロンが、異なるセルアセンブリ間で部分的に重複している。二重符号化 dual coding。一つのニューロンがセルアセンブリを介して複数の情報表現に参加することにより、異なる意味を表現しうる。
2. ニューロン間の結合が表現すべき情報の種類に応じて変化する。すなわちニューロンの機能は固定されたものではなく、他のニューロンとの関係の中で随時変化する

演習 4.1 では、どのようなメカニズムによってセルアセンブリに属するニューロンは選択されるのだろうか。どのようなメカニズムによってセルアセンブリは変化するのだろうか。新しい学習や経験によってセルアセンブリが変化するとしたら、誰がどのようにセルアセンブリを形成するように導くのだろうか。いくつものセルアセンブリを作れるとしたら、どれが最適な (弁別性が高く、大量の情報を保持できるという意味で) セルアセンブリであるかを誰が決めるのだろうか。<sup>a</sup>

<sup>a</sup>最近の研究によれば、ニューロンの内部にある細胞骨格が伸張することにより、軸索の先端にある成長円錐と呼ばれる部分が伸び、他のニューロンと新たなシナプスを作り神経回路網を形成していく。神経骨格内のタンパク質が素早く変化することで、わずか数十秒から数分で成長円錐はのびてゆく。そのように伸長した軸索はさまざまな反発因子や誘発因子の影響を受けながら、標的となるニューロンへと近づいてゆく

櫻井 [13] は、「神経回路を作り信号を伝達しているニューロン一つ一つの活動はきわめて不安定であり、時にはニューロンそのものが死滅したり外傷で壊れたりするにも関わらず、なぜ脳が優れた情報処理が行えるのかという謎」に対する答えとしては「個々のニューロンが不安定でもろくても、近くのニューロン同士が高い精度で一線に活動しお互いを補い合っている」

実際、使われている部分が多ければ多いほど関与するニューロンも多くなる。これは第 4 回のハンドアウトでも触れた。

サルの体性感覚野には、指先の触覚を司る領域が担当する指ごとに順番にならんでいる。サルに指先で凹凸のある回転板に触り続けることを学習させると、数ヶ月で体性感覚野の対応する指の領域だけが拡大する。また人差し指を使って点字を読む訓練を受けた人は、訓練前と比べて、点字を触っている時の言語野、体性感覚野、運動野の人差し指にあたる領域が拡大する。

子どもの頃からピアノを習った人は、そうでない人に比べ音に対する聴覚野の領域が 25 % も大きく、その大きさはピアノを練習してきた年数に比例するという。

第一次感覚野ですらこれほどの可塑性を持つのであるから、人間の脳で特に発達した連合野で行われていることが多種多様で、人ごとに異なっていると考えるのはごく自然なことのようにも思える。

このことが、その人の個性にもつながるのではないだろうか。このように考えてくると、どの教科書にも載っている、第一次感覚野のコラム構造なども、それほど単純ではないようにも思えてくる。

脳内でセルアセンブリを用いる理由として、次のような点も考えられる。

- 視覚情報の詳細な分析を行うために、高次の視覚野まで情報を効率よく伝える必要がある。そのためにセルアセンブリによって、情報の伝達経路に位置するニューロンの発火率を上げているという仮説。
- 情報の伝達経路の各ステップに配されたニューロン群の発火を同期させることで、下流に位置するニューロンへの入力インパクトを増大させているという仮説。

## 5 40 Hz の同期発火, バースト発火, チャタリング発火

表 1: 脳波の分類

名称	周波数
波	0.5 ~ 3 Hz
波	3 ~ 8 Hz
波	8 ~ 13 Hz
波	13 ~ 20 Hz
波	20 ~ 80 Hz

嗅覚系のニューロンに同期現象が見られることはかなり以前から知られていた。匂いの受容体から入力を受けると触覚葉のニューロンが同期して発火するが、匂い物質の種類によって同期発火するニューロンの組み合わせが変化する。

ネコの視覚野では数本のスパイクが一つの塊 (バースト発火) として、25-40 ミリ秒 (約 40 Hz) で発射されている。この細胞のことをチャタリングニューロンあるいは Fast Rhythmic

Bursting (FSB) ニューロンという。このような振動の機能的な意味として情報の統合が考えられている。すなわち第一次視覚野のニューロンは、受容野に提示されている線分が一つの視覚対象の時に同期して発火するというものである。

Singer ら [14, 5] は同期発火が「結びつけ問題 binding problem」を解く鍵であると主張している。すなわち 40 Hz( $\gamma$  振動) の同期現象は注意と関係している (教科書 p.290)。あるいは  $\gamma$  振動は、感覚認知における高次の調整機能に関係しているのかもしれない。注意の役割には、視覚情報の詳細な分析を行うために、高次視覚野まで情報を効率よく伝えること (教科書 p.291)。それを可能にするために情報の伝達路に位置するニューロンの発火率を上げている。またそれとは別に、伝達経路の各ステップに配されたニューロン群の発火を同期させることで、下位に位置するニューロンへの入力インパクトを増大させるという考えもある。

## 5.1 Gray & Singer(1989)

ネコの視覚野 17 野と 18 野では、ニューロンの発火確率は、発火に最適な光の棒刺激を受容野内に提示すると、ピークが 40 Hz 付近の周波数で振動する。ニューロンの発火パターンは、ある場所の局所電位 (LFP: local field potential) の振動の位相も振幅も強く相関する。ある場所の局所電位 (LFP) の振幅は、ニューロンの局所クラスターの方角と運動方向にマッチする刺激において応答が最大になる。視覚野の局所的なニューロン集団は、ある皮質間のメカニズムの結果、刺激特異的な同期振動に引き込まれることが示された。ニューロンのこの同期的応答は、空間的に分かれた皮質領野における活動パターンが、時間的に共応することによる一般的なメカニズムを供給するものかも知れない。

図 3 は、多電極による活動電位 (MUA: multi unit activity) と LFP とが、成体のネコの 17 野から、最適方位の光のバーが受容野を横切るように提示された際に記録された。(A) オシロスコープ (波形表示装置) の波形は、選好する運動方向に対する反応を示した試行を示している。上の 2 つの波形は遅い時間尺度であり、ニューロンの応答のオンセットは局所場電位の高周波の活動を増加させることと関連している。下の 2 つの波形は拡大した時間尺度での応答のピークの活動を示している。局所場電位の陰性のピークと位相とが相関する LFP と MUA(35-45 Hz) のリズムカルな振動に注目。(B) 刺激後の、明らかな運動方向選択性 (PPS:1 秒あたりのパルス数) が示した 10 試行以上での記録された多電極活性の時間のヒストグラム。(C)10 試行以上で各刺激のオンセット後の 3 つの異なる反応潜時 1 秒間のデータ (1024 点) から計算された平均 LFP の周波数のグラフ「コントロール=0 秒、DIR1 = 2.2 秒、DIR2 = 7.0 秒」。

図 4 は、生後 5 週の小ネコの 17 野から記録された MUA と LFP の時間特性。(A)MUA の刺激後の時間ヒストグラム。(B)MUA を記録したのと同じ電極から記録された、単一試行での周波数と時間に対する局所場電位の振幅の分布。(C1) 同じ MUA を記録した最適方向に対して順行性 (白い) および最適方向に対して逆行性 (黒い) の運動刺激に対するの自己相関関数 (ACF:autocorrelaton function)。刺激の運動方向と同じで約 25 ミリ秒の期間リズムカルな発火パターンが見られることに注目。(C2) 一試行の試行シーケンスをバラバ

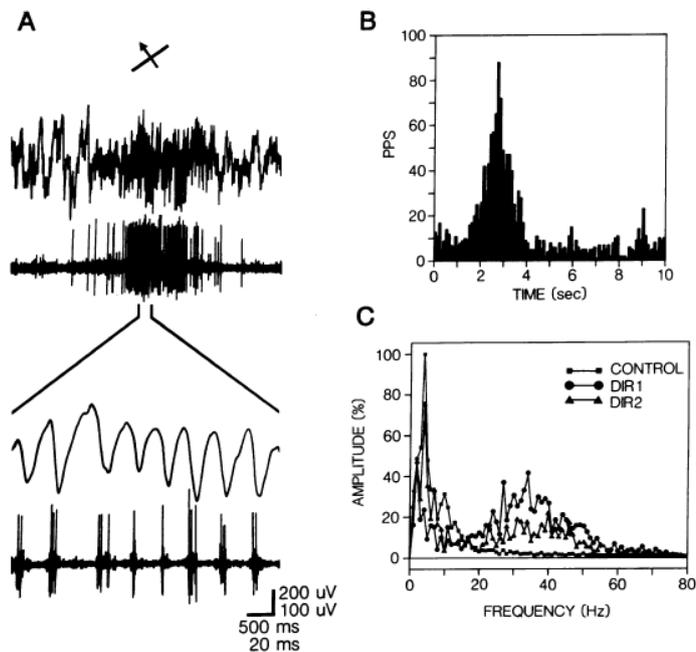


図 3: Gray & Singer[5] の実験結果

ラにして再計算した自己相関係数。ほとんど相関が見られない。(D) 順方向(太線)と逆方向(細線)両方の、スパイクによって引き起こされた LFP の正規化した平均。結果は各運動方向で記録された局所場電位の電位差を標準偏差を単位として表されている。

## 5.2 Singer(1999)

図 5 は、網膜と視覚皮質からの時間的応答特性を表している。A と B は、単一の静止した刺激(図中右上に描かれている)に対する網膜と外側膝状体と皮質の同期した応答。ニューロンの応答は左眼の網膜(LG)と右の外側膝状体の A 層(RA)と左の 18 野(第二次視覚野)から同時に記録した。(A) 自己相関関数。刺激のオンセットによって検査したすべての領域で強い 91 Hz の振動パターンが引き起こされた。(B) 相互相関関数。記録したすべてのペアで応答は相関していた。(C) 高周波のフリッカー刺激による 17 野の相関した応答。ニューロンの応答は 17 野の異なる 2 カ所から記録された。20 Hz のフリッカー刺激によって惹起した応答が上の行に、40Hz のフリッカー刺激に対する応答が下の行に示されている。左側の列は同時に記録したニューロンの応答の相関図。右の列は、重複しないエポック(一回の実験試行)で計算された相関図を示している。この自己相関と移動相関とは、分散したニューロンの反応間の正確な相関は刺激によってロックされた正確な反応が、非常に正確に相関していることを表している

図 6 は、凝視課題を遂行中のマカクザルの視覚皮質 MT 野(運動に選択性を持つニュー

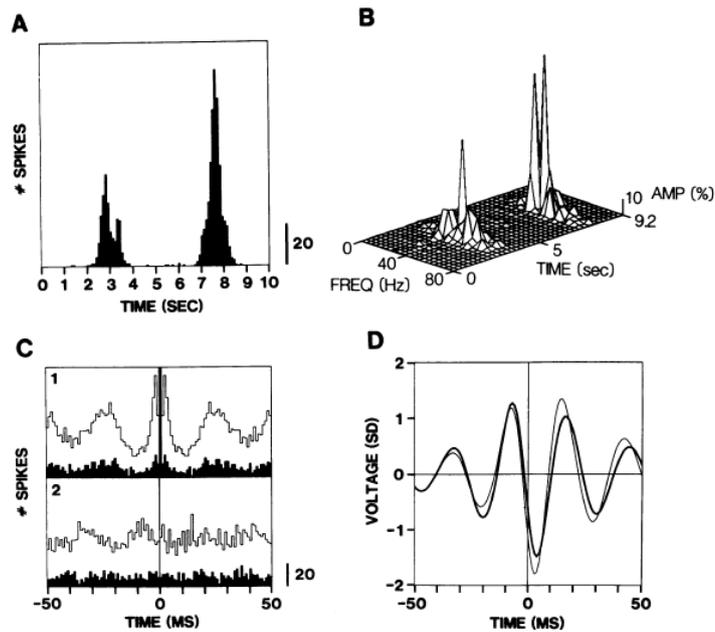


図 4: Gray & Singer[5] の実験結果

ロンが集まっている)の神経同期の刺激依存性を表している。神経応答は二つの異なる運動方向選択性を持つニューロン集団から記録された。図には4つの刺激条件それぞれでの相互相関と刺激時間付近での反応ヒストグラムが描かれている。上の小さな図は凝視点(F)からの位置での受容野(1と2)とニューロンのそれぞれの運動方向選択性を表している。(A)バーを単独で動かした場合。このときバーの運動方向は二つのニューロンの最適方向の中間にした。この場合二つの細胞集団の同期が観察された。相互相関の中央の最大ピークがそれを表している。(B)二つの刺激をグループ1と2とのそれぞれの最適方向に動かしたとき相互相関は見られなかった。(CとD)単一刺激の場合、運動方向に関係なく同期が観察される。(C)運動方向と方位(線分の傾き)を $15^\circ$ ずらした。(D)Bの配置からバーの一つを使うとやや少ない同期が見られる。刺激提示時間付近での時間ヒストグラムのスケールバーは40スパイク毎秒である。相関図には滑らかな曲線が挿入して描かれている。これは相関図の振幅変調の優位性を示すためにデータに当てはめた減衰余弦振動曲線である。

## 6 Feature Integration Theory

視覚認知の場合、第一次視覚野には網膜から取り込まれたさまざまな情報が、外側膝状体を介して逐次入力されている。我々はこの情報を常に視野にとどめてはおくが、そのすべてを同時にハッキリと認識しているわけではない。視野のある対象に対して詳細な解析が行われるのは、視野の中心部で捉えている視覚刺激だけである。すなわち何かをはっきり見るためには、

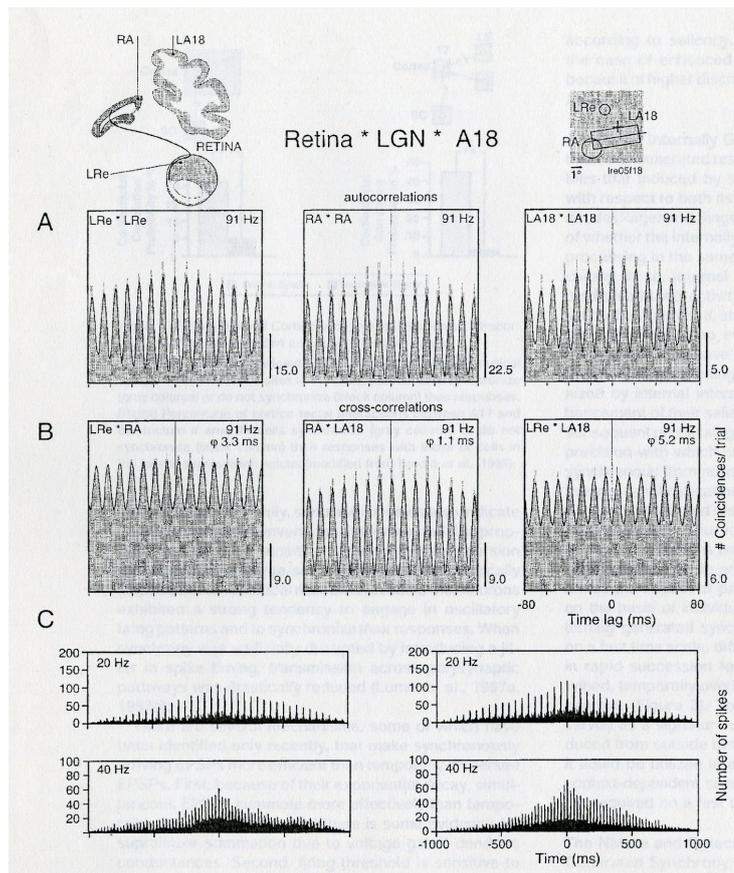


図 5: Singer[14] の実験結果の模式図。

その対象に「注意」をはらわなければならない。これはまさに Treisman[15] の特徴統合理論である。すなわち **視覚刺激が存在している空間的な位置情報が、結びつけ問題を解く鍵** になるかもしれない。

### 6.1 Moran & Desimone[10] の生理実験

図 8 の実験結果は Treisman の特徴統合理論を支持する、電気生理学的事実を提供していると言ってよいであろう。図では、ある受容野内に同時に 2 種類の刺激が入っている時の V4 と IT 野のニューロンの応答の記録である。このとき、この 2 つの刺激が顕現するニューロンの反応は、サルが 2 つの刺激のどちらに注意を向けていたかによって決まる。Moran と Desimone[10] は形と色の刺激を選び、1 つの刺激は単独で提示されたとき強い反応を引き起こし (選好刺激 preferred stimulus)、もう一つの刺激は、単独提示されたとき弱い反応しか引き起こさないものであった (貧弱刺激 poor stimulus)。注意が選好刺激に向けられているとき、これら対刺激は強い応答を示した。しかしながら、注意が貧弱刺激

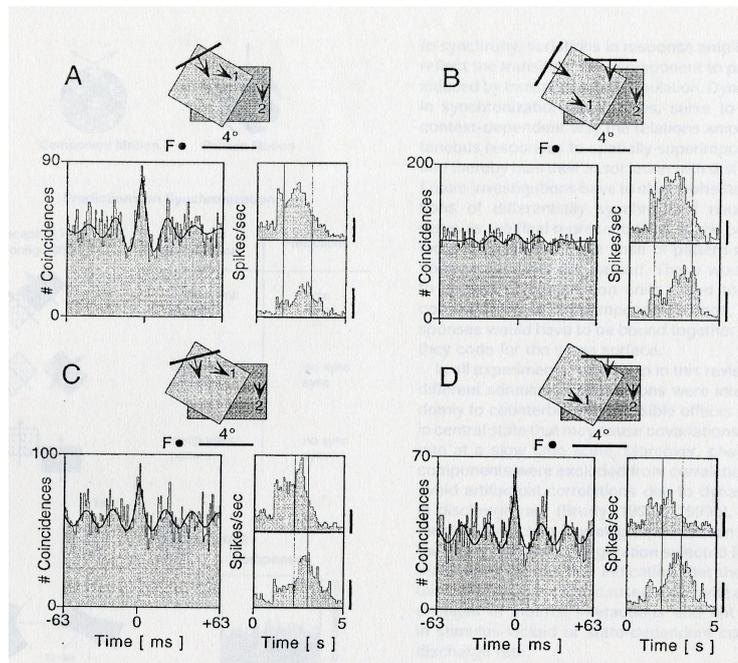


図 6: Singer[14] の実験結果の模式図

に向けられているとき同じ対刺激で受容野内に選好刺激が含まれている場合でも弱い応答しか示さなかった。

## 6.2 Damasio[3] のコンバージェンスゾーン

特徴の統合には脳内の各レベルでコンバージェンスゾーンが存在するからだとする仮説が Damasio[3] によって提案されている。

## 7 ヘップの学習側

シナプス結合は、その入力の送り手のニューロンの発火と受け手側の発火が同時に起きるとき、増強される。これを Hebb の学習則 Hebbian learning rule という。

表 tab:Hebb に Hebb の学習則を示した。この表でわかるとおり、送り手が、あるいは受け手も、発火しないときにはシナプス結合を弱めるという学習則も考えられる。実際にそのような学習則も提案されている。

海馬の興奮性シナプス経路に高頻度(100Hz程度)の電気刺激(これをテタヌス刺激 tetanus stimulus という)を1秒程度加えると長い間シナプスの伝達効率が変化する。この現象は長期増強 long term potentiation (LTP) と呼ばれる。LTP は Hebb の学習則の一例であると考えられている。

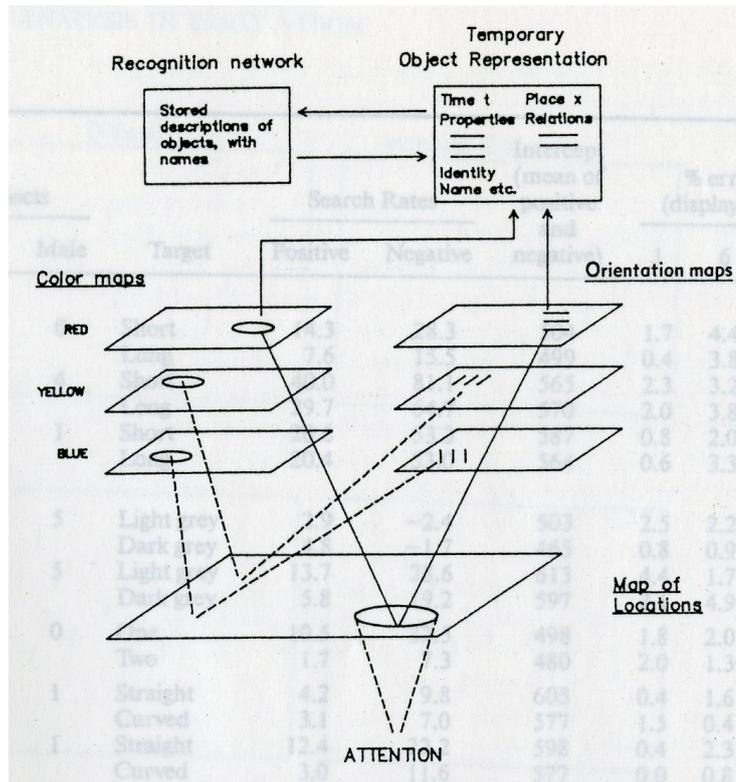


図 7: Ann Treisman[15] の特徴統合理論の概観

## 8 シナプス可塑性

シナプスの伝達効率の変化の強さと、強められるか弱められるかという変化の方向が、個々の入力スパイクとスパイク発火の時間的關係で決まる。

海馬や皮質の錐体細胞間のシナプスは、シナプス前ニューロンの入力スパイクがシナプス後ニューロンの発火に先立つ場合には増強され、この時間關係が逆転すると弱められるスパイク時間依存のシナプス可塑性 STDP。

強化されたものはさらに強まり、減弱されたものはさらに弱まるというポジティブフィードバックが働くため、大きな伝達効率を得る集団と、小さな伝達効率しか持てない集団に分かれていく。

## 9 Linsker[9] の皮質マップの自己組織化

網膜と第一次視覚野 V1 の間には連続的な 1 対 1 対応が存在する retinotopy。鼓膜の周波数選択特性と第一次聴覚野 A1 との間にも対応關係が見られる tonotopy。同様に体表面の感覚と体制感覚野の間にも対応關係が見られる somatopy。すなわち感覚器官と第一次

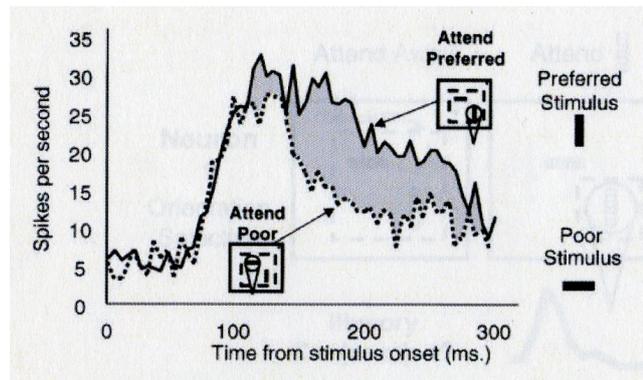


図 8: Moran & Desimone[10] の実験結果

表 2: ヘップの学習側

		送り手	
		発火する	発火しない
受 手	発火する	増強	
	発火しない		

感覚野との間の神経結合は、類似した刺激に対して皮質上の同じような位置に対応する受容野を持つことが知られている。このような 2 つの神経場間の連続的な結合関係のことをトポグラフィックマッピング topographic mapping と言う。

視覚野のトポグラフィックマッピングについては、さらに細かいことが分っていて、任意の視覚位置に対して、眼優位性 ocular dominancy, 方位選択性 orientation selectivity, 色などの情報が処理されるように規則正しく配列されている。これをハイパーコラム hypercolumn 構造という。ハイパーコラムは、2次元しかない皮質上に、2次元の網膜位置、方位、視差情報(立体視)、色情報処理などの多次元情報をなるべく効率よく処理しようとする生体情報処理の機構を表していると言える。

このような構造は、大まかな構造は遺伝子によって決定される<sup>1</sup>が、細かい構造については神経回路の自己組織化 self organization によって達成されると考えられている。このような例は枚挙に暇がない<sup>2</sup>。一例として Linsker[9] の行なったシミュレーションを紹介する。

Linsker は図 10 のような数層の細胞で構成されるモデルを考えた。

<sup>1</sup>人間の脳の回路網には  $10^{15}$  個ほどのシナプス結合がある。一方、人間の遺伝子の配列は  $10^9$  程度である。つまり遺伝情報だけでは脳は作れない。そこではまず遺伝情報によって大まかな回路網が作られ、出生直後から様々な刺激を受けることで複雑な脳ができあがるのである。  
このことは、遺伝子の情報が全て解明されれば人間の性格あ心の働きが全て分かってしまうという言明が、誤解に過ぎないことを示している。繰り返すが、ニューロンが作る神経回路網のシナプスは遺伝子が表現している情報よりはるかに多い。

<sup>2</sup>外側膝状体の 6 層構造の形成やら、Blakemore and Cooper の縦縞しか見せなかった子猫の実験とか...

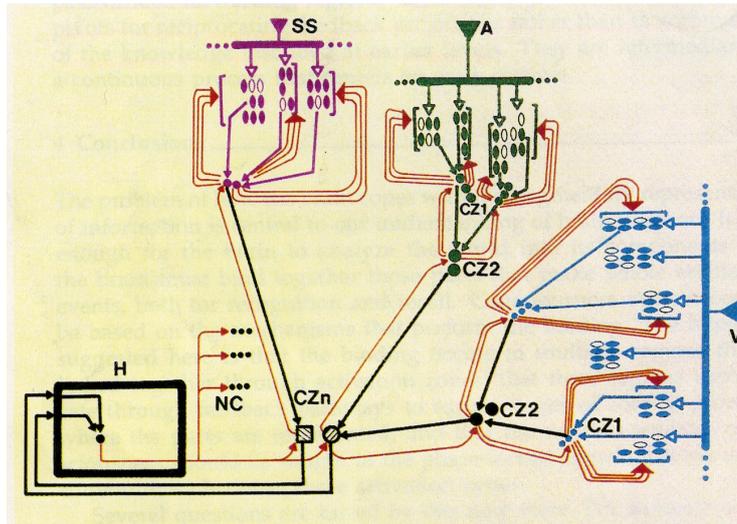


図 9: Damasio[3] の Convergence Zone の概略図

各細胞層では、多数の細胞が 2 次元的に広がっている。B 層の各細胞は A 層の細胞から入力を受ける。たとえば、A 層の円で囲まれた領域にある細胞 100 個がそれぞれ B 層の一個の細胞に結合している。同様にして、B 層から C 層、C 層から D 層へと続く結合も同様である。

結合強度の変化は Hebb の学習則と呼ばれる学習側の変形で入力と出力とともに活動度が高い場合には結合を強める他に、両方とも活動度が低ければ結合の強さを弱めるように学習させた。

入力は A 層から入るが、A 層においてはランダムで相関がない活動が自発的に起きていると想定された。その結果、次のようなことが起きた。A から B への結合では、結合の強さは正の大きな値になるか、負の大きな値になるかのどちらかであった。結合が正の興奮性になった場合にどういったことが起きたのであろうか？ そのとき細胞が観察しているのは、細胞層 A のある領域の入力の平均である。B 層では、隣り合う細胞が受け取る A 層の細胞の範囲は重なりあっている。したがって、この二つの細胞は A 層におけるパターンの似た部分を見ており、ある時刻に一方の細胞の活動度が高ければ、もう一方の細胞の活動度も高い可能性がたかい。つまり、B 層において、近くに位置する 2 つの細胞の活動度の間には相関が生じている。

次に B 層から C 層への結合の変化が図 11 に示されている。

図 12 では、C 層の一つの細胞を取り上げ、そこから B 層をながめている。つまり C 層の一つの細胞へ入力する B 層の細胞を見ているわけである。シミュレーション開始時 ( $t=0$ ) にはすべての結合はランダムであるが、時間が経過するにつれて中央に点が見えてくる (興奮性の領域)。周辺には抑制性の領域が現

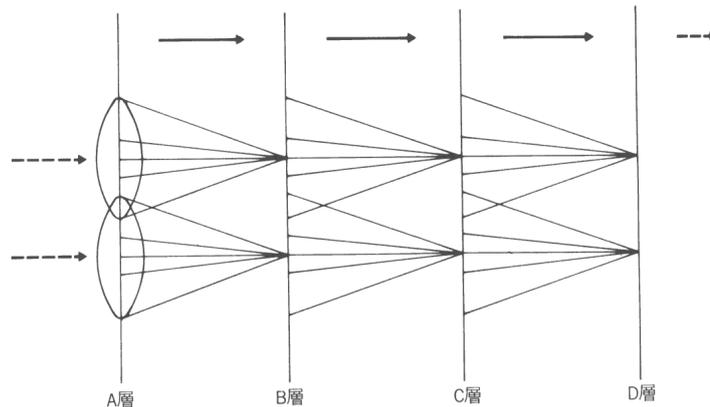


図 10: Linsker のネットワーク [9]

れる (オン中心オフ周辺型細胞)。すなわち、ランダムな結合と Hebb 則だけを使って、on 中心型細胞が生じることが示されたことである。さらに先の層には方位選択性の細胞が現れる。

Linsker の提案したネットワークを追試するのは、非常に簡単なプログラムで可能である。にもかかわらず、第一次視覚野での細胞の特徴をよくとらえた優れたデモンストレーションと言える。Linsker のシミュレーションの意義を考えると、「神経系の動作原理は極めて単純であるが、その結果で上がった機構は複雑な特性を持つ。」といえるのではないかと、ということになる。すなわち我々の認識の基礎にある脳内過程は意外と単純原則に従って、組織化が起こっており、その結果として複雑な認識が成立するようになるのではないかと。

一人一人の顔が異なるように、脳もそれぞれ個性がある。これは遺伝情報と出生直後から積み重ねてきた経験によって、それぞれの脳は大きく異なることを意味する。実際、脳細部を比較してみるとそれぞれの脳で一对一の対応が取れないことも多い。もしそうであるなら、脳の同じような場所に同じ程度の損傷を受けたとしても、同じ障害が起きるとは考えがたい。脳とその神経回路網はそれぞれ千差万別であると考えの方が自然である。

自己組織化の特徴を抽象化してとらえれば、多次元刺激をその刺激の持つ規則性に従って 2 次元の皮質上への対応問題ととらえることができる。入力層の空間多次元多様体から 2 次元部分空間への写像という。

## 10 Winner-takes-all circuit

ニューロン同士を互いに抑制性の結合で繋いでやると winner-takes-all (勝者占有) 回路ができあがる。Winner-takes-all 回路は情報の選択回路と見なされている。

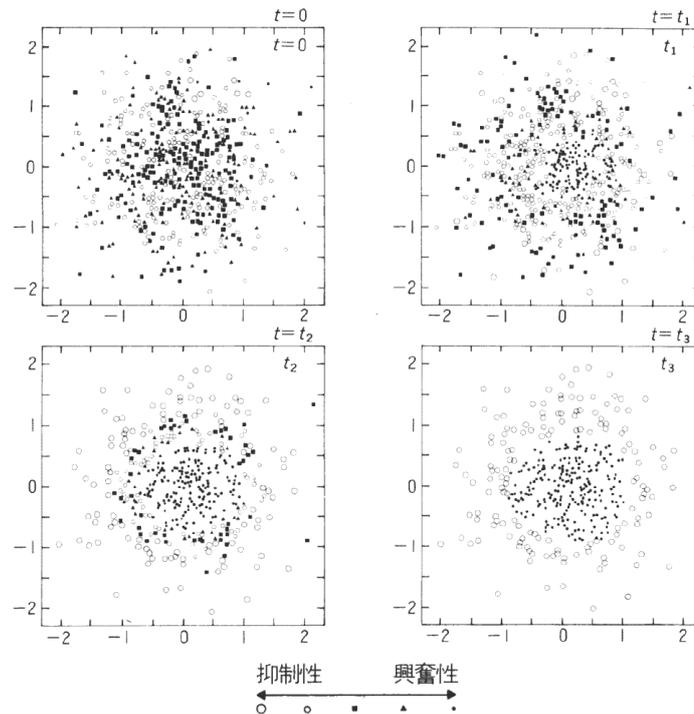


図 11: Linsker のシミュレーション結果 [9] より

## 11 ギャップ接合

抑制性ニューロン同士が、細胞膜状の孔を通じて電氣的に接合していること。この電氣的シナプスは二つのニューロンを同時に発火させる方向に作用する。

## 12 神経雪崩, シンファイアチェーン

Izhikevich ら [8] は皮質神経回路の詳細な解剖学的知見に忠実な 10 万個のニューロンからなるニューラルネットワークを構築した。ここに興奮性と抑制性のバランス、内因性発火パターン、受容体チャネルの反応速度、軸索伝導速度、短期シナプス可塑性やスパイクタイミング依存性の可塑性を深く組み込んだ。個々のニューロンは最初はランダムな活動を示していたが、シミュレーションの後期には特定の活動パターンを繰り返すようになった。これは教師なし学習 unsupervised learning の自己組織化によって自発的に獲得された性質である。このシミュレーションからでもまた、神経系は自己組織的に活動を構造化することがわかる。自発的同期活動の時間的、空間的な分布はベキ則に従っていた。このため自己組織臨界現象とも解釈できる。このため Beggs ら [1] の神経同期現象を神経雪崩 neuronal avalanche と呼ぶ。

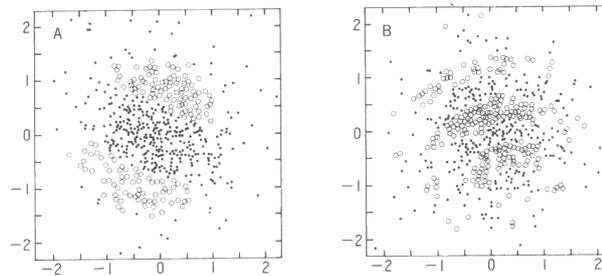


図 12: Linsker のシミュレーション結果 [9]。方位選択性の受容野が形成されている。すなわち知識が創発されたと考えてよいのではないか。

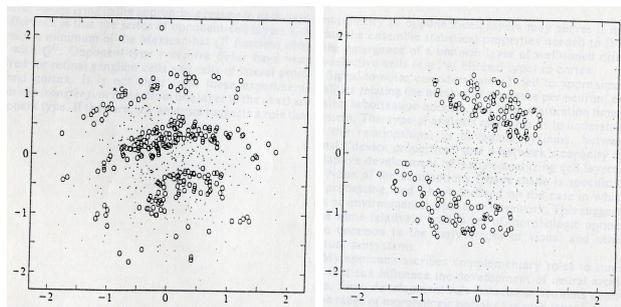


図 13: Linsker のシミュレーション結果 [9]

このような同期現象の利点として考えられるのは、Diesmann ら [4] によれば、以下のよう  
に解釈できる。すなわち「神経回路の結合性は比較的まばらで、個々のシナプスの挙動  
も確率的で不安定ある。しかし、個々の神経活動が同期すれば、不安定なニューラルネッ  
トワークを時間的に正確に保ちながら安定して情報を伝播することができる」ということ  
になる。この現象は同期発火連鎖 *synfire chain* と呼ばれ、ニューラルネットワークの振  
る舞いを安定させる役割を果たしていると考えられる [7]。また、同期性は物理的に安定な  
状態に向かう性質を持っており、この神経回路の振る舞いはアトラクターと呼ばれるダイ  
ナミクスに基づいていと考えられる [2, 4]。

## 参考文献

- [1] Beggs, J. M. & Plenz, D., J. (2003) Neuronal avalanches in neocortical circuits, *Journal of Neuroscience*, 23, 11167–11177.
- [2] Cossart, R., Aronov, D. & Yuste, R. (2003) Attractor dynamics of network UP states in the neocortex, *Nature*, 423, 283–288.

- [3] Damasio, A.R. (1989) The brain binds entities and events by multiregional activation from convergence zones, *Neural computation*, 1, 123–132.
- [4] Diesmann, M., Gewaltig, M. & Aertsen, A.(1999) Stable propagation of synchronous spiking cortical neural networks, *Nature*, 402, 529–533.
- [5] Gray, C.M. & Singer, W. (1989) Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex, *Proceedings of National Academic Science, USA*, 86, 1698–1702.
- [6] Hebb, D.O. (1949) *The organization of behavior, a Neuropsychological Theory*, Lawrence Erlbaum.
- [7] Ikegaya, Y., Aaron, G., Cossart, R., Aronov, D., Lampl, I. , Ferster, D. , Yuste, R.(2004) Synfire Chains and Cortical Songs: Temporal Modules of Cortical Activity, *Science* , 23, 304(5670), 559–564.
- [8] Izhikevich E. M., Gally, J. A. & Edelman, G. M.,(2004) Spike-timing dynamics of neuronal groups, *Cerebral Cortex* 14, 933–944.
- [9] Linsker, R. (1986) From basic network principles to neural architecture: Emergence of spatial-opponent cells, *Neurobiology*, 83, 7508–7512.
- [10] Moran, J. & Desimone, R. (1985) Selective attention gates visula processing in the extrastriate cortex, *Science*, 229, 782–784.
- [11] Reynolds, J.H. & Desimone, R. (1999) The role of neural mechanisms of attention in solving the binding problem, *Neuron*, 24, 19–29.
- [12] 櫻井芳雄 (1998) ニューロンから心をさぐる , 岩波書店.
- [13] 櫻井芳雄 (2008) 脳の情報表現を見る , 京都大学出版会.
- [14] Singer, W. (1999) Neuronal synchrony: A versatile code for the definition of relations?, *Neuron*, 24, 49–65.
- [15] Triesman, A. & Gormican, S. (1989) Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries, *Psychological Review*, 95(1), 15–48.