解 説

時空間パターン生成による情報処理

牧 野 悌 也

東北学院大学教養学部情報科学科*

Information Processing by Spatiotemporal Pattern Generation
in Neural Networks

Yoshinari Makino

Department of Information Science, Faculty of Liberal Arts, Tohoku Gakuin University*

概要

脳における運動制御や外界の認知機能は、神経回路が生成する時空間的活動パターンを機能的な単位として発現すると考えられる。予測不可能に変化する実世界の中で脳が適応的に機能するために、神経回路は状況に応じた多様なパターンを生成できなければならない。本稿では、我々がこれまで行ってきた神経回路の時空間パターン生成と機能発現に関する計算論的研究を概説する。

1. は じ め に

生物が生きる環境は時々刻々変化する。生物がすべての環境の変化をあらかじめ予測することは、すべての環境の状態や身体の状態を観測することは原理的に不可能である。このような実世界において、神経細胞を分化させ脳神経系を発展させた多細胞生物は、リアルタイムに外界や身体の状態を評価しながら自身の身体運動を制御し適応的に行動する術を獲得してきた。

適応的行動の発現には、神経系における柔軟な時空間的活動パターンの生成が重要である。たとえば、移動という単純な目的達成型の運動を考えよう。移動のためには、身体のような部位を協調的運動させなければならない。これには、各部位を動かすための筋肉を秩序だった時空間パターンで活性化する制御情報、すなわち、運動神経の適切な時空間的活動パターンを神経系は生成しなければならない。具体的な運動は環境や身体の状態に応じて適切に制御されなければならない。このために脳神経系は、環境変化に応じた多様な時空間パターンをリアルタイムに生成する能力を持たなければならない。

同一の目的から状況に応じた多様な時空間的パター

ンを生成するという運動制御過程をちょうど逆にするようなイメージで、外界の認知や感覚情報処理においても時空間的活動パターンの生成は重要である。たとえば、同じ対象物が様々な状況に置かれている場合を想定しよう。対象物に由来する刺激の強度やサイズは状況に応じて異なり、これは神経系に異なる時空間的活動を引き起こすと考えられる。一方、生き物が信号の強度やサイズによらず対象を同一のものとして認知することは、対象に対して適切な行動決定を行う上で必要不可欠な認知的機能である。これは、対象を感覚することで得られる多様な時空間的活動パターンから、視点や状況によらない不変な情報を抽出し表現する機構を脳が持っていることを示唆する。

神経ネットワークにおける時空間的活動パターンは脳の基本的な機能的単位であろう。ネットワークで生成されるパターンは、脳神経系が持つ様々なレベル（細胞レベル、神経ネットワークレベル、脳全体にわたるシステムレベル等）のダイナミクスの相互作用のもとで決定される。しかしながら、複雑で階層的な脳神経系での神経ネットワークレベルにおける時空間パターン生成機構を、生物学的研究により解明するには限界があり、構成論的にモデルを構築し機能発現メカニズムを探る研究が重要となる。本稿では、時空間パターン生成による運動制御・感覚情報処理機能の発現に関して我々が行ってきたモデル研究を概説する。

* 〒 981-3193 仙台市泉区天神沢 2-1-1
Tenjinsawa 2-1-1, Izumi-ku, Sendai, 981-3192,
Japan
E-mail: makino@izcc.tohoku-gakuin.ac.jp

2. 運動制御における時空間パターン

呼吸, 食物の咀嚼, 捕食や逃避時の移動等に見られる周期運動は, 動物の生存に直結した重要な運動形態である。周期運動制御機構の基本的なフレームワークは次のように考えられる¹⁾: 中枢パターン発生器 (Central Pattern Generator, CPG) が下位中枢に存在し, 基本的な時空間パターン指令を生成する; CPG は高次中枢からの目的に応じた大域的な指令により制御される; CPG は身体・環境に関する情報を感覚神経より取得し, 状況に応じた運動出力を決定し適応的な周期運動を実現する。様々な目的や, 環境・身体状況に応じた適応的運動パターンを生成するには, CPG がどれほど多様な時空間的活動パターンを生成できるかが重要となる。

3. 多形回路としての CPG

甲殻類の口胃神経系は生理学的に詳しく研究されている神経系の一つである²⁾。その中に含まれる幽門回路 (pyloric network) は 6 種 14 個の神経細胞が化学シナプス, 電気シナプスにより結合することで構成される CPG である。化学シナプスはすべて抑制性シナプスである。個々の神経細胞は周期振動や抑制後リバウンド (post inhibitory rebound) といった内因性ダイナミクスを示す。6 種のうち介在神経は 1 種類のみで, ほかの 5 種類は CPG を構成すると同時に幽門部の特定の筋肉へ投射し, 口胃から消化管への食物を輸送する幽門部の動きを制御する運動神経として働く。幽門回路は上位中枢からの入力の有無によらず周期的な活動パターンを示し, さらに上位中枢切断条件下でアセチルコリンや神経修飾物質であるモノアミン, ニューロペプチドを生理食塩水中に投与すると, 幽門回路活動の時空間パターンはさまざまに変調される³⁾。

生理学的研究は, 神経修飾物質が幽門回路の結合および, 個々の細胞の内因性ダイナミクスの両者を変調することを明らかにしていた⁴⁾。我々は, シナプス結合強度を固定したまま内因性ダイナミクスを変調することで, どれだけパターンの多様性が生まれるかをモデルシミュレーションにより検討した。幽門回路の各神経のモデル化には, 神経素子として動的な内因性特性を記述し変調することが可能な振動子モデル⁵⁾を用い, それぞれの幽門神経で生理学的に確認されている内因性特性の変化, すなわち, 振動周期, 静止膜電位, PIR 特性を変調させた。結果は, 結合固定のネットワークの細胞の内因性ダイナミクスの変調のみで, 生理学的に確認されたモノアミン投与による位相パターンの変

化が再現された⁶⁾。

この結果は, 神経ネットワークの液性的環境を制御することで, 原理的には無限の状態が異なる機能的ネットワークを呼び出すことが可能であることを意味する。これは Getting ら⁷⁾が提唱した多形回路 (polymorphic network) という概念を極限まで拡張したものと考えられることができる。我々は, 環境情報や身体情報を取り込んだ運動パターン生成のシミュレーションにおいても, 神経細胞の内因性特性の変調が有効に働くことを示している⁸⁻¹⁰⁾。生物が様々な環境に適応するために CPG の多様なパターン生成能力は必要不可欠である。実世界において生物はこの CPG の能力を用いることで, 環境や身体の状態に適した“ひとつ”の運動を生成することになり, CPG の多形性発現の制御において神経細胞の内因性ダイナミクスの変調は鍵になると考えられる。

4. 感覚情報処理における時空間パターン

対象物の特徴を簡明かつ自然に表す神経生物学的情報表現の獲得は, 動物が適応的に行動する上で重要である。嗅覚は多くの動物が持つ重要な感覚で, 嗅覚神経系は脊椎動物・無脊椎動物に共通の糸球体構造を有する。また, 様々な動物の嗅覚システムにおいて, 匂いの情報コーディングにおける神経ネットワークの時空間的活動パターンの重要性が明らかにされてきた。時空間パターンを用いた匂いの情報表現はどのような性質を持つべきか?

動物は嗅覚を用いて食物・仲間・危険等を察知し, 匂い源に対し接近するか逃避するかを決定する。このとき, 動物は匂い源から様々な距離で匂いを経験するため, 匂いは様々な濃度で知覚されることになる。動物が一貫した行動を取るためには, これら異なる濃度の匂いを同じ匂い源が発する同一の匂いとみなす, すなわち情報表現は濃度不変性を持つ必要がある。さらに, 自然環境においては同一対象でもノイズによる擾乱より, また同じ種類の対象物でも個別の差異により, 匂いは異なる。このような状況で適切な行動するためには, 匂いを行動コンテキストに応じて適切な精度で分類しなければならない。情報表現としては, 匂い間の類似性を評価しやすい形式になっていなければならない。

5. 時空間パターンによる匂い表現

匂いの濃度不変な認知と類似性評価は, 嗅覚パターン認識における最も基本的かつ重要な計算論的課題である。嗅覚一次中枢においては, 時空間的活動パター

ンが匂いの濃度変化にロバストであること、その時間的構造が匂いの類似性を coarse-to-fine (大まかから詳細) に反映していること、さらに、この一次中枢の表現は、高次中枢で、スパースなスパイクの時空間パターンに変換されること¹¹⁻¹³⁾が知られていた。

これらに基づき、我々は、生理学的知見を原理的に説明する匂い表現の計算論的アルゴリズムを提案し、それを実行する神経回路モデルを構築してきた¹⁴⁻¹⁸⁾。

匂い受容体は匂い分子の局所的構造特徴を検知する特徴センサーであり、脳へはこれらの特徴が一旦バラバラに分解されて入力される¹⁹⁾。“匂い”の質を決めるのは多数ある特徴センサーの活性化パターンであり、匂いを認識するにはバラバラに分解された特徴センサーの出力全体をパターンとして評価しなければならない。“匂い”の質は、匂いの濃度が多少変化しても変わらない。生理学的には、匂いの濃度が変化しても特徴センサー出力の強度順序(特徴強度のランキング)は変わらない。そこで我々は匂いの情報表現アルゴリズムを「匂い入力の特徴ランキングを神経活動の時空間パターンへ変換する」とし、このアルゴリズムが神経回路により実装可能かを検討した。

糸球体モジュールは内因性ダイナミクスを持った神経モデルで構成した。これにより1糸球体モジュールへの定常入力に対する出力応答を一過性にすることができた。モジュール間に相互抑制性結合を導入してネットワークモデルを構築した。様々な入力パターンに対するネットワークの応答をシミュレートした結果、特徴ランキングの時間パターンへの変換が可能であることを確認した(Fig. 1)。

モデルで得られる匂い表現では、神経活動の時間的連続性により一つの“匂い”として表現され、強い特徴から微細な特徴へそれぞれを担当する出力神経細胞の活動が時間軸上に順序だてて並ぶ。匂いの質を決定する匂いの特徴間の階層的関係は、継時的に活動する神経細胞の間で生成される一過性の同期状態により表現される。この「匂いの刺激パターンに応じて生成される同期表現」に基づき、高次神経ネットワークの結合パターンとして匂いを特徴間の階層的関係を保ったまま記憶・保存することもできる。モデルはあくまで原理モデルであるが、匂いの分類や混合における認知的特徴も説明可能で、嗅覚神経ネットワークの生理学的知見とも整合性が良い。

6. ま と め

神経ネットワークの機能発現には、状況に応じた要素の内因性ダイナミクスの変調や、刺激に対応した要

Fig. 1 Network implementation of the odor coding algorithm. (a) A model of glomerular module. The module model consists of one olfactory receptor neuron (ORN), one projection neuron (PN) and two types of local inhibitory neurons (LN_I , LN_{II}). Excitatory connections, solid lines; Inhibitory connections, broken lines. (b) Simulated outputs of a four-module network. PNs and LN_I s have a bistable property, and LN_{II} s are modeled as a simple integrator. Outputs from PN, LN_I and LN_{II} of the same glomerular module are shown by lines with the same gray scale. According to the ranking of ORN-input strength (i.e., the ranking of odor features of an odor), a temporal pattern of the PN-outputs are ordered, and hierarchical relationship between odor features are represented by transient overlaps of successively activated PN-pairs.

素間の関係生成が重要であることを示してきた。これらは、理論的に提唱されてきた「関係子」²⁰⁾により構成した具体的な情報処理システムモデルと捉えることが

できる。我々が取り扱ってきた機能は比較的簡単な生物の運動制御や感覚情報処理機能であり、ネットワークの要素や要素間の関係生成の自由度がそれほど高くなくてもそれらを実現することができた。今後、「状況に応じた時空間パターン生成」という視点から、より高次の運動制御や感覚情報処理機能の実現を考える場合、要素変調や要素間の関係生成の自由度を上げながらシステム自身がそれを制御する必要があるであろう。このような視点から、脳の時空間的ダイナミクスと実世界におけるシステム全体として機能を計算論的に関連付ける試みは、脳神経系の情報処理メカニズムを理解するうえで不可欠であろう。

謝辞

本研究は、文部科学省科学研究費補助金、特定領域研究「移動知」／課題番号 17075003、基盤研究 (C)／課題番号 21500294、を受けて行われた。

参 考 文 献

- 1) Shepherd, G.M. (1988): *Neurobiology*, 2nd edition. New York: Oxford University Press
- 2) Harris-Warrick, R.M., Marder, E., Selverston, A.I., Moulins, M. (Eds.) (1992): *Dynamic Biological Networks: The Stomatogastric Nervous System*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press
- 3) Flamm, R.E., Harris-Warrick, R.M. (1986): Aminergic modulation in lobster stomatogastric ganglion. I. effects on motor pattern and activity of neurons within the pyloric circuit, *J. Neurophysiol.*, Vol.55, pp.847–865
- 4) Flamm, R.E., Harris-Warrick, R.M. (1986): Aminergic modulation in lobster stomatogastric ganglion. II. Target neurons of dopamine, octopamine, and serotonin within the pyloric circuit, *J. Neurophysiol.*, Vol.55, pp.866–881
- 5) Kimura, S., Yano, M., Shimizu, H. (1993): A self-organizing model of walking patterns of insects, *Biol. Cybern.*, Vol.69, pp.183–193
- 6) Makino, Y., Akiyama, M., Yano, M. (2000): Emergent mechanisms in multiple pattern generation of the lobster pyloric network, *Biol. Cybern.*, Vol.82, pp.443–454
- 7) Getting, P.A., Dekin, M.S. (1985): Tritonia swimming: A model system for integration within rhythmic motor systems. In: A.I. Selverston (Ed.), *Model Neural Networks and Behavior*. (pp.3–20) New York: Plenum Press
- 8) Yano, M., Tokiwa, M., Makino, Y. (2001): Simultaneous self-organization of optimal gait pattern of insect and trajectory to its destination, *IFAC Intelligent Autonomous Vehicles*, pp.251–254
- 9) Yano, M., Hibiya, S., Tokiwa, M., Makino, Y. (2002): Real-time control of walking of insect: Self-organization of constraints and walking patterns. In: H. Asama, T. Arai, T. Fukuda, T. Hasegawa (Eds.), *Distributed autonomous robotic system 5*. (pp.444–451) Tokyo: Springer-Verlag
- 10) 矢野雅文, 富田 望, 牧野悌也 (2005): 随意運動のための「見做し情報」の創発, 計測と制御, Vol.44, pp.590–595
- 11) Laurent, G., Wehr, M., Davidowitz, H. (1996): Temporal representations of odors in an olfactory network, *J. Neurosci.*, Vol.16, pp.3837–3847
- 12) Friedrich, R.W., Laurent, G. (2001): Dynamic optimization of odor representations by slow temporal patterning of mitral cell activity, *Science*, Vol.291, pp.889–894
- 13) Perez-Orive, J., Mazor, O., Turner, G.C., Cassenaer, S., Wilson, R.L., Laurent, G. (2002): Oscillations and sparsening of odor representations in the mushroom body, *Science*, Vol.297, pp.359–365
- 14) Makino, Y., Yasuike, M., Naka, Y., Miura, H., Yano, M. (2007): Olfactory computation using spatiotemporal pattern of network activity for odor representation, *Neurosci. Res.*, Vol.58, Suppl., S103
- 15) Makino, Y., Yasuike, M., Naka, Y., Miura, H., Yano, M. (2008): Principal characteristics in odor recognition naturally emerge from spatiotemporal coding, *Neurosci. Res.*, Vol.61, Suppl., S249
- 16) Makino, Y., Yasuike, M., Naka, Y., Miura, H., Yano, M. (2008): A computational algorithm for odor representation using a spatiotemporal sequence, *Society for Neuroscience Abstract*, 362.15
- 17) Makino, Y., Yano, M. (2010): Investigating the underlying intelligence mechanisms of the biological olfactory system, *Advan. Artif. Intel.*, Vol.2010, ID 478107
- 18) 牧野悌也 (2010): 嗅覚認知機能を発現する情報表現アルゴリズムの神経回路モデルによる実装, 第 29 回日本シミュレーション学会大会発表論文集, pp.71–74
- 19) Buck, L., Axel, R. (1991): A novel multi-gene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition, *Cell*, Vol.65, pp.175–187
- 20) 清水 博 (1999): 新版 生命と場所—創造する生命の原理. NTT 出版