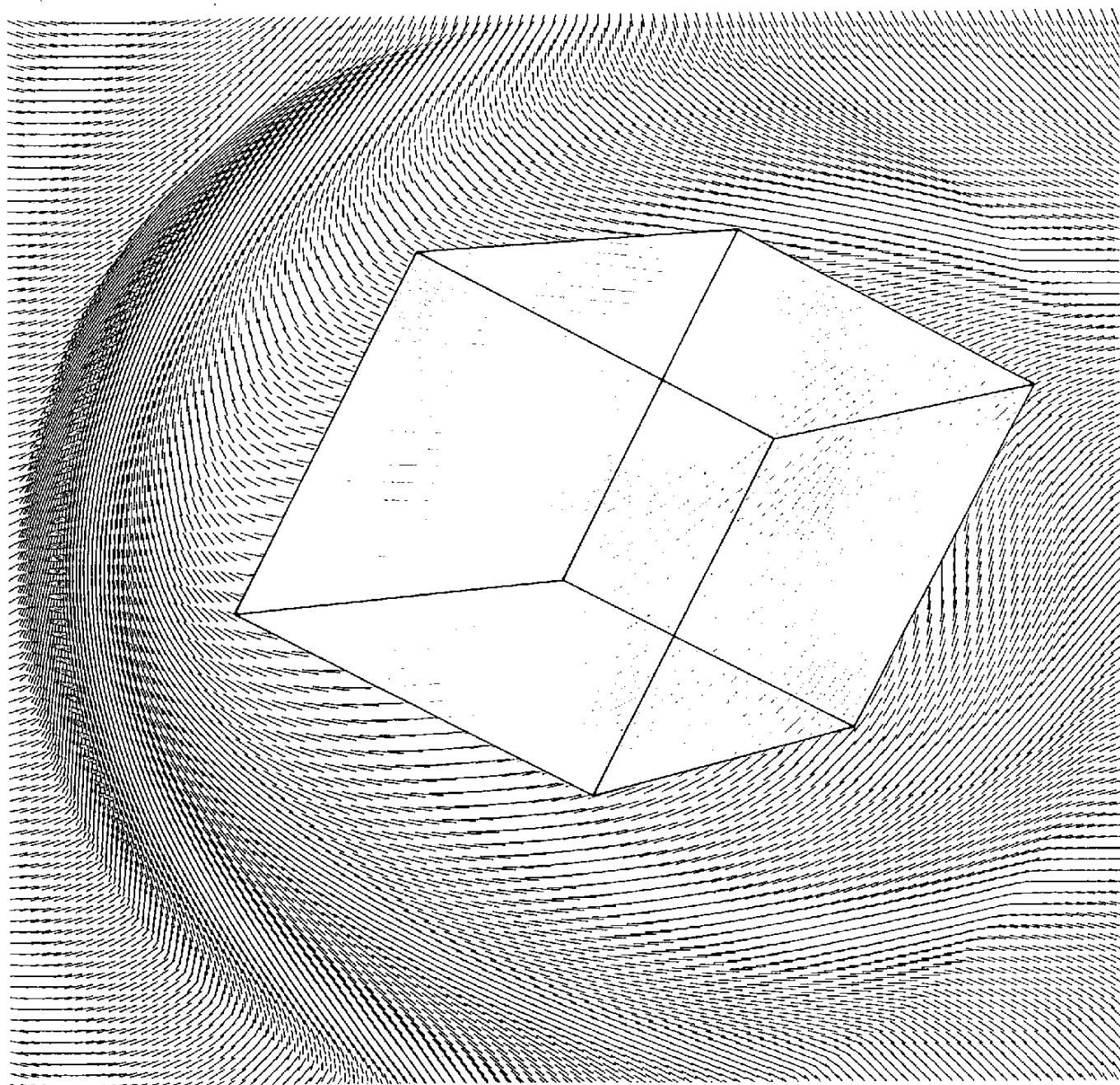


ブレインサイエンスの現状と課題

— 基礎研究分科会報告書 —



通 商 産 業 省 編

財団法人 日本情報処理開発協会 発行

ブレインサイエンスの現状と課題

— 基礎研究分科会報告書 —

刊行に当たって

過去30年にわたる情報処理技術の進歩には著しいものがあります。それに伴い社会の情報化も急速に進展しており、今やコンピュータはわれわれの社会活動にとって不可欠のものとなっております。特に最近では、その利用範囲の拡大や多様化とともに、情報処理機能の一層の高度化が求められております。このため、現実世界に存在する大量かつ多様な情報を一括して処理するために、数値計算を中心とする従来の情報処理機能から、人間のような柔軟性や学習・適応の能力を持つ新しい情報処理機能への変更が強く期待されるようになっております。

こうした認識に基づき、通商産業省は、平成元年度から「新情報処理技術調査研究委員会」を設け、21世紀に向けてわが国が世界の国々とともに取り組むべき新しい情報処理技術体系について2年間にわたり検討を行ってまいりました。本委員会にはその下部機構として、財団法人日本情報処理開発協会に、基礎研究分科会、計算機科学分科会、社会応用分科会の3つの分科会を設け、それぞれの専門の学識経験者にご参加いただき、新しい情報処理技術に対する社会的ニーズ、技術的シーズの両面から、熱心な議論をいただきました。また、海外の研究動向調査や国際ワークショップ、シンポジウム等の開催を通じて、海外の研究者との意見交換も行い、国際的に開かれた研究体制の構築にも努めてまいりました。

平成3年度から本調査研究の成果をもとに、フィジビリティ調査によって具体的な研究の計画策定を行い、これらを踏まえ、平成4年度から10年間の研究開発として「リアルワールドコンピューティングプログラム」の計画がスタートしたところであります。

この度、3つの分科会における2年間の調査研究の成果が「新情報処理技術調査研究報告書－リアルワールドコンピューティングの実現に向けて－」として出版されることとなったことは、誠に喜ばしい限りです。情報処理技術の今後の方向を示し、リアルワールドコンピューティングの研究開発計画策定の基盤となった本報告書が、情報処理に直接携わる方々はもちろん、広く関係各位のご参考となれば幸いです。

最後になりましたが、本委員会において熱心な議論を展開していただいた委員各位に対し、改めて深く感謝の意を表します。

平成5年4月

通商産業省機械情報産業局長 坂本 吉弘

「基礎研究分科会」委員名簿

(順不同)

分科会長：	鈴木 良次	東京大学 工学部計数工学科教授
委員：	相澤 益男	東京工業大学 生命理工学部生物工学科教授
	安西 祐一郎	慶応義塾大学 理工学部電気工学科教授
	岩井 榮一	東京都神経科学総合研究所 臨床神経学研究部長
	大山 永昭	東京工業大学 工学部像情報工学研究施設助教授
	川入 光男	(株)ATR視聴覚機構研究所 認知機構研究室 主幹研究員
	川村 貞夫	立命館大学 理工学部機械工学科助教授
	斉藤 秀昭	玉川大学 工学部情報通信工学科教授
	清水 博	東京大学 薬学部薬品製造工学教授
	下澤 楯夫	北海道大学 応用電気研究所感覚情報工学部門教授
	杉江 昇	名古屋大学 工学部電気工学科教授
	外山 敬介	京都府立医科大学 第二生理学教室教授
	永野 俊	法政大学 工学部経営工学科教授
	中山 高	三菱電機(株) 中央研究所 技師長
	久田 光彦	北海道大学 理学部生物学科教授
	藤原 正三	日本電気(株) つくば研究所 主席研究員
	前川 稠	三洋電機(株) 筑波研究所長
	松本 元	工業技術院電子技術総合研究所 超分子部長
	丸山 瑛一	(株)日立製作所 基礎研究所長
	宮下 保司	東京大学 医学部生理学第一講座教授
	村上 富士夫	大阪大学 基礎工学部生物学教室教授
	森 晃徳	工業技術院電子技術総合研究所 画像研究室 主任研究官

目次

1 調査研究の背景	1
2 脳における超並列・超分散処理に関する調査	3
2.1 脳にはどのような並列構造があるか	3
2.1.1 視覚情報の並列処理	3
2.1.2 聴覚系における時空間情報処理	8
2.1.3 脳の並列分散情報処理様態の計測システム	20
2.1.4 光生理学的手法を中心とした神経回路の機能的結合 と動作様式の解明	26
2.2 神経細胞の概念の見直しは必要か	31
2.2.1 ノンスパイクニューロンと局所回路	31
2.2.2 新しい神経モデルの必要性について	41
3 学習自己組織化に関する調査	45
3.1 神経系の可塑性の分子・細胞レベルの研究課題	45
3.1.1 シナプス安定化のメカニズム	45
3.1.2 シナプス可塑性の分子機構	47
3.2 大脳皮質の学習機構	50
3.3 脳における記憶機構	61
3.3.1 下部側頭葉皮質における情報処理	61
3.3.2 海馬における連想記憶研究の現状	65
3.3.3 光学的測定法による海馬の神経回路と可塑性	90
3.4 学習理論・アルゴリズム	96
3.4.1 Hebb型学習法の能力と有効性	96
3.4.2 自己組織化理論にもとづくネットワークの設計と学習	99
3.4.3 発達・分化のアルゴリズム	101
3.5 認知科学における学習研究の課題	107
4 統合的な情報処理に関する調査	111
4.1 認識系における研究課題	111
4.1.1 認識系における研究課題	111
4.1.2 統合型知的コンピュータに関する一考案	117
4.2 運動系におけるデータ表現と自律的運動形成	122
4.2.1 ニューラルネットによる運動制御とシンボル処理	122
4.2.2 ニューラルネットによる運動系の逆ダイナミクスの学習	125
4.2.3 メモリベース制御によるロボット運動の自律的形成	130

4.3	意識に関する研究	139
4.3.1	神経生理学的研究	140
4.3.2	認知心理学的研究	144
4.3.3	意識のモデル	145
4.4	関係的自己創成システムとその応用	149
4.4.1	関係的自己創成システムとは	149
4.4.2	関係論的自己創成システムの基礎	149
4.4.3	関係論的自己創成システムの例	151
5	新情報処理技術で取り上げるべき基礎研究課題	153
5.1	脳における超並列超分散処理	153
5.2	学習・自己組織化	156
5.3	統合的な情報処理	157
6	まとめ	159

第 1 章

調査研究の背景

第 1 章 調査研究の背景

平成元年度の調査研究においては、新情報処理技術において重要となると考えられるコンセプトを洗い出し、取りまとめることを目的に幅広い調査を行った。その結果として、「柔軟な情報処理」および「超並列・超分散情報処理」という 2 つのキーコンセプトが提示された。今年度は、これらのコンセプトで方向づけられる新情報処理技術を具体的に実現するための手法に関するより深い調査を行い、新情報処理技術の具体的なイメージを明確化するとともに、その実現のために研究開発が必要な要素研究項目を明らかにし、新情報処理技術を体系化することが本年度調査研究の課題である。

新情報処理技術は、情報処理をより人間に近い、高度かつ多彩なものに広げてゆくものであり、昨年度の報告書においても、その実現のために、計算機科学・工学的な視点のみならず、より基礎的な視点から人間・生物に学び、新たな示唆を得ることの重要性が指摘されている。

本分科会においては、新情報処理技術の工学的実現を図るにあたって、総合的な脳科学分野、すなわち、神経生理学、心理学、認知科学、数理科学等の学際的な分野における基礎研究として取り上げてゆくことが必要と考えられるテーマを絞り込み、体系化するとともに、研究のフィージビリティ、予想される成果等を明らかにし、取りまとめることを目的とした調査を実施する。

上記の目的を達成するために、昨年度の調査を踏まえ、次の 3 項目について具体的に検討を進めることとした。

(1) 脳における超並列・超分散処理に関する調査

脳のハードウェアは、神経繊維が密に結合したネットワークであり、そこでは、超並列・超分散的な情報処理が実現されているといわれている。そこで、さまざまな情報がどのように表現され、処理されているかを明らかにすることは、新情報処理技術の実現にあたり重要と考えられる。ところで、超並列・超分散ネットワークの機能は、ネットワークを如何に構造化するかにも依存する。また、ネットワークの機能は、その要素にも依存する。

そこで、本調査では、1) 脳においてはどのような構造化が見いだされているか、その構造は情報処理的にどのような意味が考えられるか、2) ネットワークの要素である神経細胞のモデルとして、従来用いられている形式ニューロン（入力の荷重和のシグモイド関数による変換、あるいは、閾値素子）でよいのか、神経細胞にどのような情報処理機能を設定したらよいかなど、基本要素の情報コーディングの再検討を生理学的知見と理論的な考察をあわせて調査研究する。

(2) 学習・自己組織化に関する調査

多数の処理要素が柔軟に、自律協調的に機能していくために不可欠な学習機能、自己組織機能が生体の中でどのように実現されているかを明らかにするために必要な基礎研究課題を調査する。1) 自己組織化のアルゴリズムとして、工学的にはバックプロパゲーション法に代表される「誤り訂正法」が採用されているが、果たして、脳ではこのようなアルゴリズムが採用されているのであろうか。一方、生体では、ヘップ則という局所的規則が

採用されている可能性が高いといわれている。その場合でも、何らかの意味での教師を必要とする。生体はこの問題をどのように解決しているのだろうか。2) 脳の構造は、すべてが生後の学習によって自己組織される訳ではない。遺伝的に組み込まれている構造と学習によって獲得される構造との区別をする研究手法としてどのようなものが考えられるか。3) 学習との関連で、昨年度の報告書で、海馬、下部側頭葉、扁桃核における情報処理とこれらの間の相互作用の研究が、長期記憶、短期記憶、情報表現などの仕組みを明らかにする上で重要であることが指摘されている。その具体化の作業が要請されている。

(3) 統合的な情報処理に関する調査

外界の認識、理解、記憶、運動制御など脳の情報処理機能において、記号操作的な情報処理とパターン情報処理とがどのように統合されているかを明らかにするために必要な基礎的研究課題を調査する。1) 外界認識に関して、無意識下のパラレルな処理と意識下のシリアルな処理の二段階があることが認められている。また、運動制御に関しても、意識的な制御と無意識的な制御が考えられるが、この関連を明らかにするキーとなる研究課題は何か。2) パーセプトロンにはじまり、コグニトロン、アソシアトロンを経て、最近のホップフィールドやボルツマンマシンに至る一連の情報処理装置は、データと情報処理・制御のからくりを、ニューラルネットワーク上のニューロンの状態あるいはニューロン間の結合状態のパターンとして表現している。一方、人工知能の研究では、シンボルや言語を対象としている。この2つのアプローチには大きなギャップがあるが、パターンにしるシンボルにしる、いずれも同じ脳が扱っているものであるから、ギャップは埋まるものと期待される。その突破口となる研究課題は何か。

以下、第2章から第4章にわたって、この3項目についての調査結果を報告し、第5章では、それらを踏まえて、新情報処理技術で取り上げるべき基礎研究課題を提案し、第6章をまとめにあてる。

第 2 章

脳における超並列・

超分散処理に関する調査

第2章 脳における超並列・超分散処理に関する調査

2.1 脳にはどのような並列構造があるか

2.1.1 視覚情報の並列処理

(1) はしがき

コンピュータと脳との大きな違いは、並列性と学習機能である。以下では、脳の並列性がどのようなものであるかについて検討を行う。

脳の並列性について、フォン・ノイマンは次のように述べている[1]。“大型で高効率の自然オートマトンは、高度の並列性を持つと思われる。他方、大型で高効率の人工オートマトンは、さほど並列的でなく、むしろ直列的である。・・・注意すべきことは、並列操作と直列操作は、無制限に置きかえることができないことである。”ここでの人工オートマトンは、1950年代末の大型コンピュータをさしている。

1960年代も終わろうとしている現在での脳とコンピュータとを比較してみるとどうであろうか。コンピュータの論理素子の動作時間は100ps、ニューロンのそれは数msである。コンピュータの論理ゲート数は 10^6 程度、ニューロンの数は 10^{10} 程度であろう。コンピュータの主記憶容量はGB程度、脳のそれはノイマンの計算によると 4×10^{10} GB程度である。素子の数では脳が、スピードではコンピュータの方がそれぞれ圧倒的に優位である。論理ゲートとニューロンを等価なものとして比較したが、両者の機能はかなり異なる。ニューロンの入力端子数は $10^3 \sim 10^4$ にも達するしニューロンの入出力特性は独特の非線形性を持ち、また記憶機能も備えている。

表2.1：脳とコンピュータ

	脳	コンピュータ
素子動作時間	1ms	100ps
素子数	10^{10} ニューロン	10^6 ゲート
記憶容量	4×10^{10} GB [1]	1 GB
処理速度	10^8 MIPS	10^4 MFLOPS

表2.1は、脳とコンピュータとの大まかな比較をまとめたものである。ここで脳の処理速度は次のようにして求めた。処理に関与しているニューロンの数を、全体の10%の 10^9 個とし、素子の動作回数を毎秒 10^3 回（つまり10msの動作速度）とする。各素子の入力端子、つまりシナプスの数を 10^3 とし、各シナプスで入力を重みとの積がとられているとすると、素子数×素子速度×素子当りの乗算回数が、 10^{14} 回/秒となる。ただし入力データの有効桁数は2～3桁であろう。

さて、ノイマンの指摘するように、すべての処理を並列化できるわけではない。脳はどのようにして、並列化を実現しているのだろうか。

(2) 並列処理の階層

脳は、機能的にいくつかの異なる領域からなる。これらは、大別すると、図2.1のように感覚、行動、記憶などからなるといえるであろう。その中の1つである感覚系はまた、視覚、聴覚、体性感覚などを専門とする領域からなっている。このうち、たとえば視覚系について調べてみると、形、色、動き、再眼視などを専門とする十数個の領域からなるモジュールが存在することが知られている[2]。これら各機能的モジュールは、同一レベルにあるわけではなく図2.2に示すように、V1を最下位のレベルとして、次第に上位へと向かう階層的な構成をなしている。情報の流れは前向きの経路だけでなく後向きの経路をも併せ備えている。

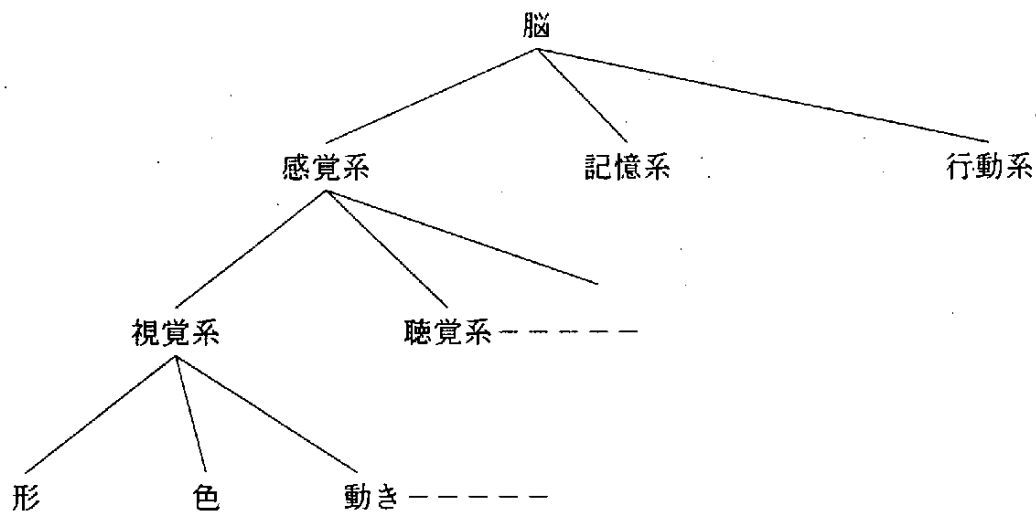


図2.1：並列処理の階層

このような構成により、各モジュールでの処理の効率的な統合が図られているものと考えられる。たとえばMTでは比較的単純な動きの分析が行われるが、MSTではより高度な分析がなされている。コンピュータビジョンの分野で、画像中の各点の明るさの情報と、輪郭線の情報とを統合することにより、多面体の構造を決定する方法が提案されているが、このようなことが、視覚系のなかでも図2.2の構成の中に埋め込まれているように思われる。さらに上の階層では、視覚と聴覚、視覚と触覚、視覚と平衡感覚を統合しているニューロンの存在が知られている。

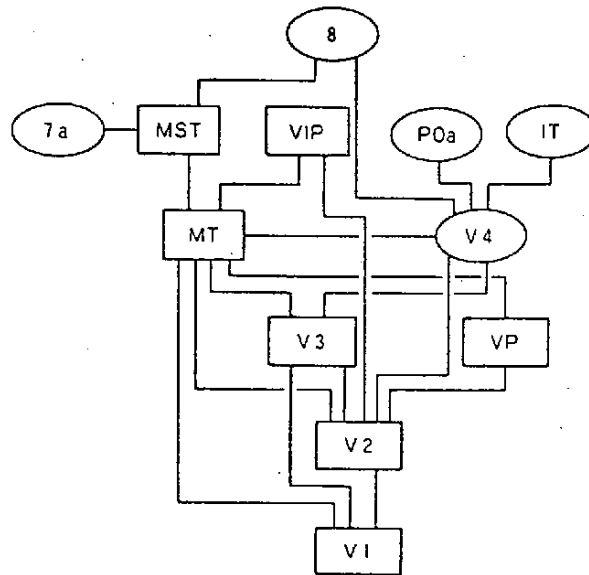


図 2. 2 : サルの大脳視覚野の機能モジュール構成
(Van Essen & Maunsell)

(3) 3 種類の並列処理

上述の並列処理機構を整理してみると、そこには以下に述べる 3 種類のパラレリズムが働いていることに気づく [7]。

①空間的パラレリズム

これは同一種類の演算を空間的に異なるデータに対して、同時に施すタイプのものである。たとえば、図 2. 3 はネコの 1 個の網膜神経節細胞へ、1500 個の光センサからの情報が集約されていることを示す。各神経節細胞は、それぞれ固有の光センサから情報を受けとっているが、それに対する処理は、ほぼ同じである。このような空間的パラレリズムは、別名 SIMD で呼ばれることが多い。

②機能的パラレリズム

これは、同一のデータに対して、異なった種類の演算を同時に施すものである。たとえば同一の空間的な広がりを持ったデータに対して、色、形、動きなどを抽出するための処理を施す場合で、図 2. 2 の各モジュールが、各演算に対応する、この積のパラレリズムは MIMD と呼ばれるものに近いが、MISD というほうがより適切であろう。

③時間的パラレリズム

データが、つぎつぎと各処理モジュールを通過して、最終出力が切れ目なく生じるタイプのパラレリズムである。図 2. 2 の V1 から IT へいたる経路は、たとえば視覚刺激が一体、いかなる物体であるかについての処理結果をつぎつぎと出力しているものと考えられる。このタイプのパラレリズムは、パイプライン処理という名で呼ばれている。

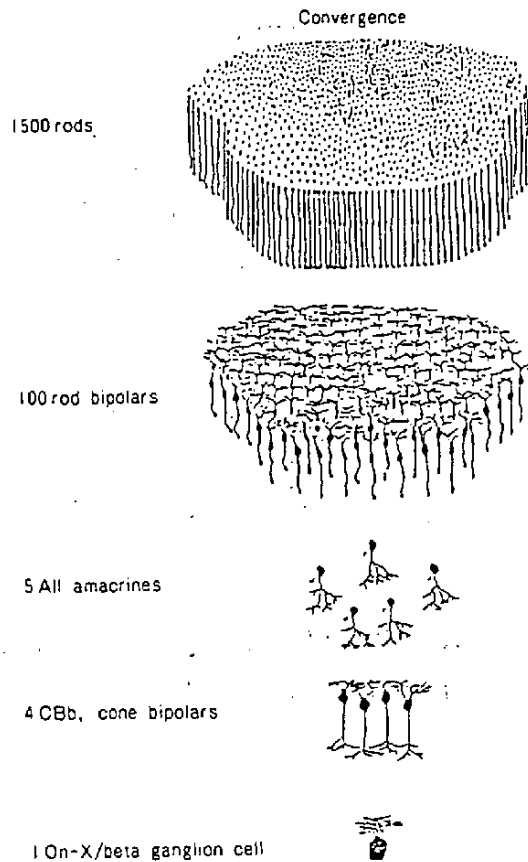


図 2.3 : ネコの網膜神経節細胞と光センサとの結合
(Sterling et al.)

(4) 並列処理を実現する配線

脳は、立体構造を持つ集積回路で、巧みな配線が施されている。大脳にはニューロンを主構成要素とする灰白層と呼ばれる部分（厚さ約 2 mm、6 層構造）が表面にあり、その奥に配線部分のみからなる白質と呼ばれる部分がある。灰白質は、表面から内部へ向かう、約 0.5 mm 四方の断面積を持つ柱状の部分（コラム）を基本的構成単位としている。コラム内のニューロンから出る入出力の配線は、図 2.4 に示すように主として、コラムの長手方向に走っている。配線の横手方向への広がり、I～IVでは、0.2 mm 前後、V～VI層では 0.2 ～ 0.8 mm で、灰白質での配線は、単一コラム内ないしは、隣接するコラム間にほぼ限られることが分かる。なお、入力主として IV 層へ入り、出力は、IV 層より上部のニューロンからのものは、図 2.2 の上位の階層のモジュールへ向かい、IV 層より下部のニューロンからのものは下位の階層のモジュールへ向かう。これらの線は VI 層の下にある白質を構成している。

結局、コラム内ではローカルな配線が主体で、長距離の配線は白質を通してなされる。

コラム内がローカルに配線されていること、各コラムへの入力線が空間的に近接していることから、脳の処理は空間的にローカルなものが基本となる。

しかし、図 2.2 に示すように、全体の系が多階層のモジュール構成をなすことから、上位のモジュールのニューロンは、空間的に非常に広い範囲のセンサからの入力を統合し、視野全体にわたる情報を分析していることになる。

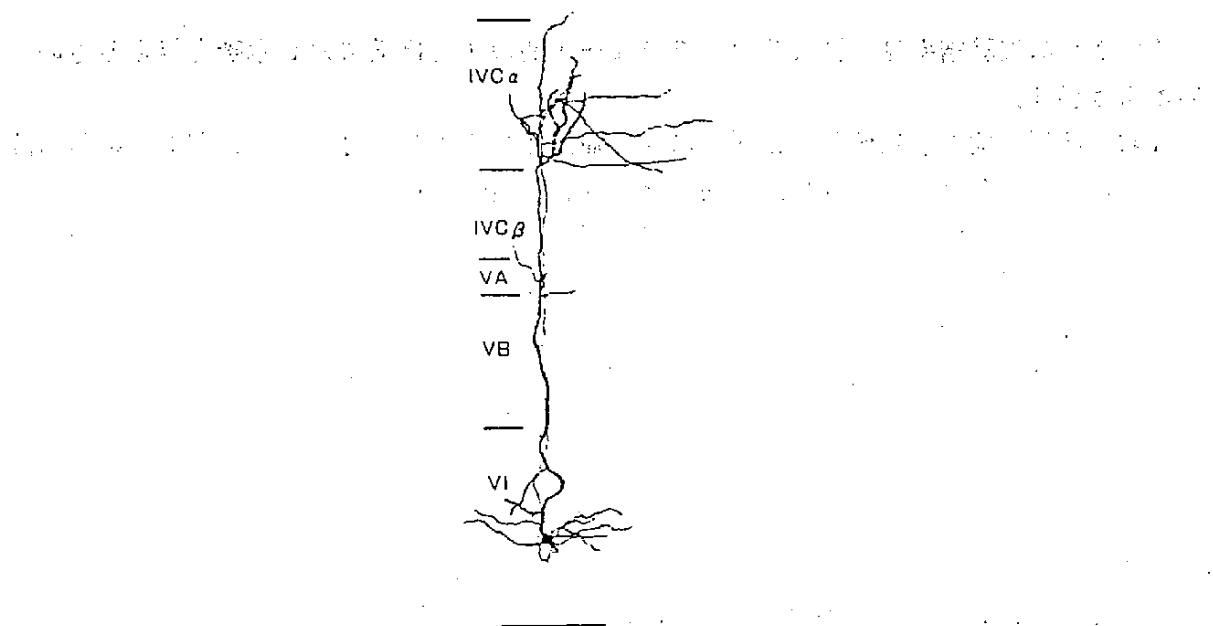


図2.4：サルV1の錐体ニューロンの入出力線(Cowan)

下のバーは100 μm 、ローマ数字は何層であるかを示す。

(5) 並列処理と直列処理のはざま

すでに述べたように、すべての処理が並列処理できるわけではないし、仮にできたとしても、多大の素子が必要となるようなものは、実質的に実現できないことになる。

このことに関連して、1つの実験結果をあげておく。視野中にいくつかのアイテムを同時に示し、そのなかに1つだけ他と性質の異なるものがあるかないかを被験者に答えさせるという実験である。各アイテムは、色(C)、動き(M)、奥行き(S)、によって区別される。図2.5は、アイテムの数(横軸)と、反応時間(縦軸)との関係を、アイテムを区別する性質が、なんであるかによってプロットしたものである。M、C単独の場合とS-M、S-Cとでは、反応時間は、アイテム数によらず、並列処理で特異なアイテムが検出されていることをうかがわせる。ところがM-Cの場合、つまり動きのみあるいは色のみでは区別できないが、色と動きを組み合わせると変り者として特定できるアイテムを見つけるタクスでは、個々のアイテムごとに逐次調べて解を見出していることが分かる。

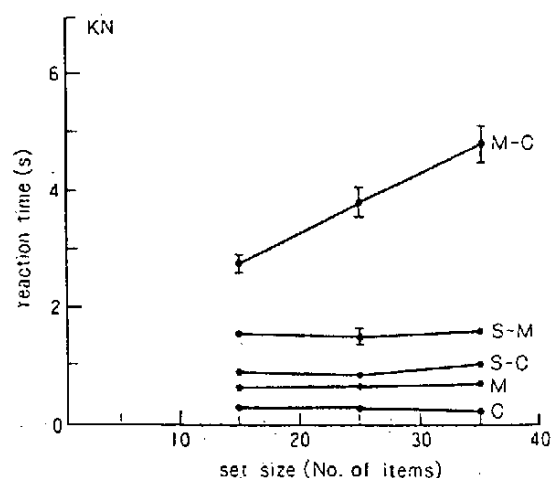


図2.5：変り者探しの所要時間(Nakayama & Silverman)

このような実験結果は、図2.2の各モジュール間の統合機構に対し示唆を与えるものといえよう[5,6]。

なお、並列処理と直列処理のはざまに Ullman は半自動的処理として、図形間の包含関係の決定などのための visual routine と呼ばれる処理を提案している[7]。

以上、視覚系を中心として、脳における並列処理がどのように実現されているかを概説した。

並列処理は、記憶系における検索や、自然言語処理においても重要な役割を演じているものと思われる。その機構はまだよく分からないが、連想記憶モデルや、自然言語理解システムのコネクショニストモデルは、この方向で重要な試みといえよう。

[参考文献]

- [1] Von Neuman, J.: The Computer and the Brain, Yale University Press, New Haven, (1958).
- [2] Van Essen, D.C. & Maunsell, J.H.R.: Hierarchical organization and Functional Streams In the Visual Cortex, Trends in Neuroscience, pp.370-377 (September 1983).
- [3] Sterling, P. et al.: Microcircuitry and Functional Architecture of the Cat retina, Trends in Neuroscience. pp.180-192 (May 1986).
- [4] Schmitt, F.O. et al (eds.): The Organization of the Cerebral Cortex, The MIT Press, Cambridge, (1981).
- [5] Nakayama, K. & Silverman: Serial and Parallel Processing of Visual Feature Conjunctions, Nature, 320, pp.264-265 (1986).
- [6] Treisman, A.: Preattentive Processing in Vision, Computer Vision, Graphics & Image Processing, 31, pp.156-177 (1985).
- [7] Ullman, S.: Visual Routines, in Visual Cognition edited by Pinkey, s., MIT Press, Cambridge, Massachusetts, (1985).

2.1.2 聴覚系における時空間情報処理

(1) 聴覚系の特色

動物は必ず空気または水に包まれているので、回りの空間の構造を識別する手がかりとしては、これらの媒体を伝わる波である光または音（伝播圧縮波）に頼り、視覚や聴覚を用いるものが多い。特殊な例としては、水の電気導体としての性質を使って、弱い電流を流し、電流密度の乱れを手がかりとして回りの空間構造を識別する電気魚がいる[1]。

視覚では、動物の体のサイズと波長の絶対的違いによる光の直進性や屈折性と言った幾何光学的な性質を使って、外の空間の構造を神経細胞の並び（二次元アレイ）の上に結像・投射する。網膜から始まる神経アレイの上の信号は、脳の三次元構造の中に切られたいくつもの二次元曲面へ次々と投射・展開される。投射を繰り返すうちに、網膜像信号の中

から動き、色、形、といった情報を抽出する。平面上の集合をいくつかの関数で、ある秩序を持ったクラスタが得られる（辻褄が合う）まで繰り返し変換写像する様子にたとえることができる。

聴覚の場合は少し様子が違う。聴覚では波長と体のサイズとが近く、回折効果のため外界の像を神経アレイの上に結像することはできない。動物の大きさは用いる最短波長のたかだか30倍程度である。ヒト程度の大きさの動物が波長数ミリ（周波数では数10kHz）の超音波を出したり聞いたりはしない。これは、波長に比して大幅に大きい振動体や受音膜では慣性質量が大きくなって加速できなくなることや、高次モードの干渉がおこるため放射特性や指向特性の設定が難しいことに対応する。また、動物のサイズは用いる最長波長の少なくとも3分の1程度はあり、象のような長波長のうなり声を上げるコオロギはいない。これは、振動体のサイズが波長の3分の1以下になると、圧力波の放射効率が急激に低くなることに起因している[2]。波長よりずっと小さな振動体は音を放射し得ないが、その周り6分の1波長以内の媒体は激しく揺れ動いている。羽ばたき周波数500Hz（波長60cm）で飛翔する蚊は音を放射しないが、6分の1波長以内に受圧膜（我々の耳）を差し込めば、流れが阻止されて大きな動圧が引き起こされる[2]。また、音圧ではなく媒体の流れのみに応ずる感覚器を持てば、小さな（波長に比して）振動体が自分の近くに接近したことのみに検出できる[3]。昆虫のような体のサイズの小さい動物が捕食者の接近を検出するのに使われている。

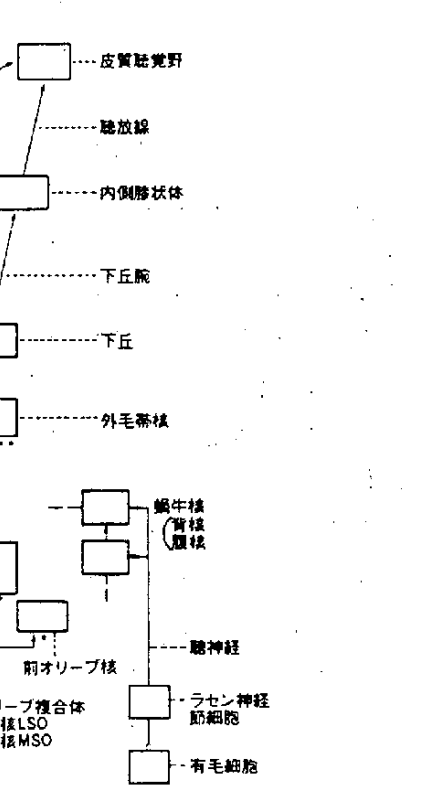
① 干渉計としての聴覚系

体のサイズに近い波長の波を用いる限り、外部の構造を体の中に結像させることはできない。しかし、なんらかの形の干渉計ないしは相関計を使えば外部の構造を推測できる。聴覚系は、回折効果の効く範囲の波長の波を用いて外部の空間構造を識別する、干渉計ないし相関計である。自分の体の一部を直接音響素子として用いて干渉計を作るコオロギのような例もある[4]が、多くの場合は左右の2点で計った音圧の時系列信号を中枢神経系内で神経細胞の活動として干渉させる。電気魚では体表上に分布した側線感覚器のアレイからの信号を中枢神経系に投射している。空間構造にしたがった投射であって視覚系に似ているが、抽出している情報は500Hz程度の交流の体表における電流密度の位相及び振幅の空間分布で、干渉計である。周りの水と導電率の違う物体が近くにあれば電流密度の振幅が違い、誘電率の違う物体があれば位相に違いがでる。電気魚の干渉計としての絶対精度は400nsである[1]。メンフクロウは餌となる動物の出した雑音が入る時間差から音源の方向を決定できる。左右の耳に入った2つの音波形の時系列信号はそれぞれ各周波数成分毎に神経活動に変換され、左右両耳間の位相差と振幅の違いが検出されて音源の2次元マップとして中脳上丘の表面に並べられる[5]。これは聴覚系の基本設計が干渉計・相関計であることをよく示している。干渉計としてのメンフクロウの精度はおおよそ10 μ sである[6]。

外部の時空間を分解能よく一意的に推定するためには、干渉計・相関計の周波数帯域は広い方が望ましい。様々な動物の視覚系で見ることのできる光の波長帯域幅は400~700nmで、たかだか1オクターブである。これに比べ、聴覚系の周波数帯域幅は広く、哺乳類では約100倍つまり7オクターブに及ぶ。この帯域幅の広さが我々の話し言葉の豊かさの背景となっている。

Trial	Control	MCI	AD
1	95	85	75
2	95	85	75
3	95	80	70
4	95	78	68
5	95	75	65

るまでの中継核の数が多い(図2.6)。その形、仕組みなどが共通しておらず、しかし無脊椎動物の聴覚系はその形質の基本的経路になっていない。進化の過程で、手に入る資料を使って作り



でに7回ニューロンを代える。

のそれぞれの個体への選択を通して、
た組換えで供給される。新しい形
ストされる。しかし、いずれの遺
る遺伝子（たとえそれが化学的に
乗り合わせたほかの遺伝子が作る
にも最適化されているわけではな
チェ）にはまり込んでいる。

ば、その大局的有用性のために過
の動物種がその過酷な状況に縛ら
異なった淘汰圧のもとでの新しい
認識ができれば、込み合った光の
とができる。ヒトがサルと最も大
で、ヒトは他のどの動物よりも聡

に頼っていると言える。普段の意識には上らないが、ヒトは音響信号から回りの空間の構造に関する情報をかなりの程度得ている。無響室に入って回りからの反射音が無くなったとき、広い空間に一人で取り残されたような孤独感を抱くのはその証拠である。また、片耳のみの失聴でも雑音環境下での会話聞き取り能力が著しく減少する。これも、音声認識には、音源方向の特定を含めて、両耳間の相関計算が重要なことを示している。聴覚を発達させて外の世界をとらえている動物の神経機構を知することは、動物の中で最も聴覚系に頼って生きているヒトの脳における情報処理を理解することにもつながる。

(2) コウモリのソナー系

コウモリは超音波のパルスを出して、外界をたたき、そのこだまを分析して外界を知り、暗闇を飛びながら昆虫を捕らえることができる。これをこだま定位 (Echolocation) またはソナー (Sound Navigation And Ranging) と言う。およそ800種類にのぼる小コウモリ類全てがソナーを使っているという。ここでは、ワシントン大学の菅乃武男らが明らかにした、中南米産ヒゲコウモリの聴覚系がエコー信号を並列分散処理する機構を述べる [8, 9]。

① 聴覚経路

コウモリの聴覚系の信号経路は、基本的には他の哺乳類と同じ構成を持っている (図2.6)。しかし、コウモリの脳の中で聴覚系が占める割合は他の哺乳類に比べて格段に高い。この動物は聴覚系に大量の資源を投入している。外耳道にそって伝わった音は鼓膜、耳小骨を経て内耳 (蝸牛管) に伝えられる (図2.7)。内耳では基底膜の振動に置き換えられ、これが感覚細胞である有毛細胞の1次元のアレイを刺激する。内耳は機械的な周波数分析装置で、基底膜の鼓膜に近い部分は高い周波数に応じ、遠い部分は低い周波数に応じる。有毛細胞の並び方はそのまま、蝸牛神経核へ投射される。聴覚系では、神経細胞の場所が周波数を表す。各周波数成分の強弱はそれぞれの場所の神経細胞の活動電位の頻度で表現される。単一の一次聴神経繊維の活動を記録しながらクリック音 (デルタ関数) 刺激を与え、活動電位の発射確率の時間推移を調べると、その繊維の最適周波数で振動しながら減衰する様子が見える。末梢聴覚系は外界を結像するのではなく、観測点での周波数スペクトルを神経アレイの上に乗せて、中枢へ送る。中枢での神経性の相関計算に備えて、音の波形を周波数分析し、周波数軸を保存しながら中枢へ投射していると言っても良い。

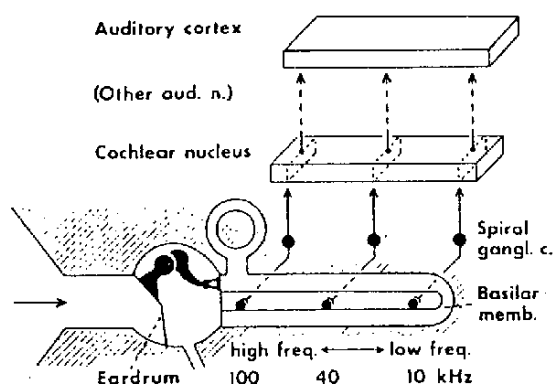


図2.7: 耳の模式図 [9]

基底膜を含む蝸牛管をまっすぐに引き延ばして描いてある。神経のアレイが音の周波数軸を表す。

② ソナー音

ヒゲコウモリが外界探知のために発射する定位音（ソナー音）のソナグラムを図2.8に示す。実線はコウモリが発射したソナー音、破線は標的から戻ってくる音を示す。縦軸は周波数、横軸は時間である。ソナー音は周波数の一定な部分（CF部）と、下向きFM部からなる。ソナー音は4つの倍音を含むが主成分は60 kHz付近の第二倍音である。それぞれの高調波のCF成分、FM成分に $CF_1 - CF_4$ 、 $FM_1 - FM_4$ と名前を付ける。標的からの反射音はドップラシフトを受けて戻ってくる。この動物は、標的が近付きつつある時には発射するソナー音の周波数を低くし、戻ってくるエコーの周波数を静止時の値に近く保とうとするドップラ補償行動を示す。近づきつつある標的（エコーの周波数が高くなって戻る）には興味を示すが、遠ざかる（エコーが低くなって戻る）標的にはこの行動を示さない。

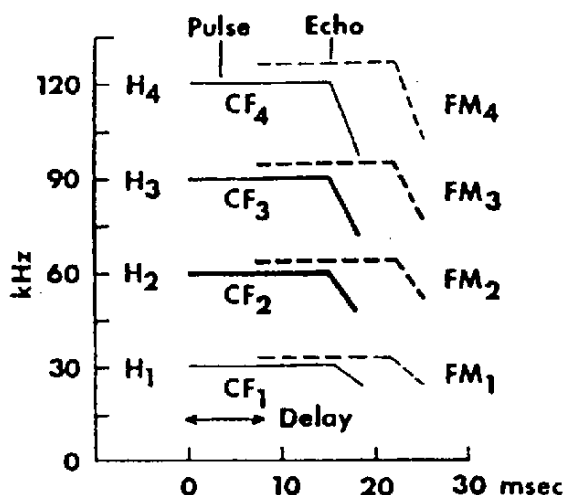


図2.8: ヒゲコウモリのソナー音のソナグラム[9]

CF (Constant frequency) 部からFM (Frequency modulated) 部へ移行する。
4つの高調波を含む。

③ 聴覚野の機能地図

ヒゲコウモリの大脳聴覚野には、特殊な性質を持ったニューロンが集まったいくつかの領域があり、ソナー音とそのエコーの分析結果を表示している。図2.9 Aはヒゲコウモリの大脳を左前方から見たもので、それぞれの場所にあるニューロンに反応を引き起こすのに必要な条件によって描いた地図である[9]。図2.9 Bには聴覚野を拡大して描いてある。図の中央下部にCF音に反応を示す領域がある。脳の後ろから前にかけて最適周波数は高くなる。中央部には60 kHzから63 kHzに感度のよいニューロンが大量に詰まっている。この周波数帯域はちょうどドップラシフトを受けた CF_2 に相当するのでDSCF野と呼ばれている。DSCF野のニューロンは余り強い音には反応せず、刺激の最適の強さはDSCF野の中で円周方向に沿って変わる。また、左右両耳から興奮性に信号を受けている部分（斜線部）と左右の差動性に受ける部分とがある。DSCF野は、標的の大きさと相対速度を極座標で示す、2次元のマップになっている。

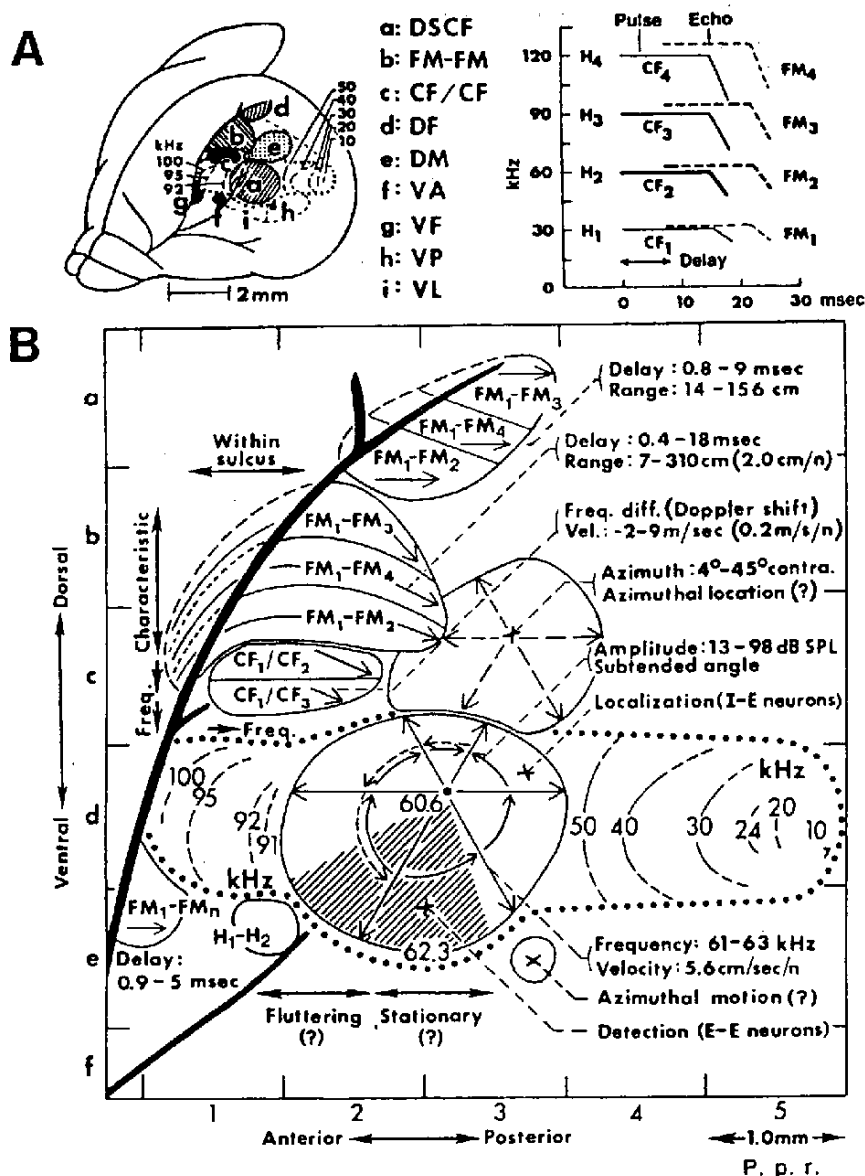
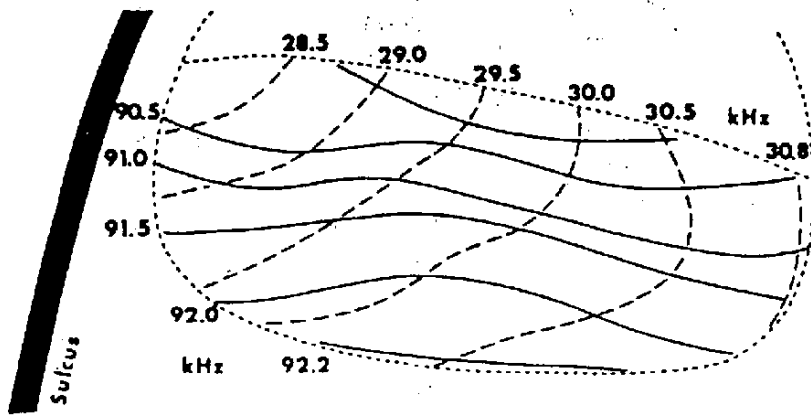


図2.9: ヒゲコウモリの大脳聴覚野（A、動物の左前方からみた図）およびその拡大図上に描いた機能地図[9]。

④ 速度情報の表示

DSCF野の前方少し上には、CF₁とCF₂またはCF₁とCF₃の音の組合せに特に強く反応するニューロンが集まった、CF/CF野がある。CF₁-CF₃野のニューロンはCF₁（例えば29.5 kHz）の3倍（88.5 kHz）より少し高いCF₃（例えば90.5 kHz）の2つの音が同時にあるときに強い反応を示す。これはCF₁のソナー音がおよそ4 m/sの速度で近づく標的でドップラーシフトを受けた時に相当する。CF/CF野の各部位で最適のCF₁とCF_nを計り、速度に換算してみると、脳の後ろから前に向けて速度の目盛りを付けた速度計のように見える（図2.10）。

A : Tonotopic representation in the CF₁/CF₃ area



B : Iso-velocity and iso-CF₁ frequency contour lines

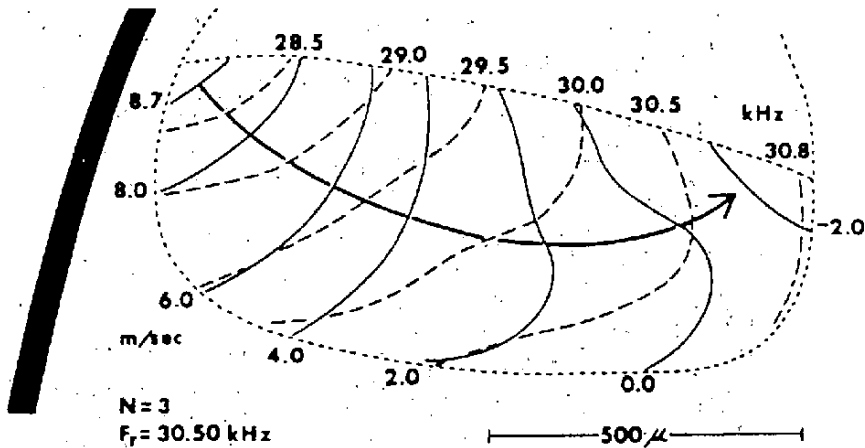


図2.10: CF/CF野のニューロンの最適周波数の組合せの配置 (A) とそれから計算して描いた速度表示目盛り (B) [9]。

⑤ 距離情報の表示

図2.9 B左上部の溝に近いところには、FM₁ についてFM₂ (ないしはFM₃、FM₂ のいずれか) が適当な時間遅れで与えられたときに激しく反応する組合せ感受性ニューロンが集まっている。この部分をFM-FM野と呼ぶ。それぞれのニューロンでFM₁ からFM₂ までの最適な時間遅れを測ってみると、脳の前方から後方へかけて規則的に長くなる (図2.11)。FM-FM野には、あたかもエコーが帰って来るまでの時間、つまり標的までの距離が表示されているように見える。また、ヒゲコウモリは自分の発声系を動員していなくとも、FM₁ をソナー音発射の時間基準とみなしてエコー遅延を計算している。このことは、発声系を動員する信号のコピー (Efferent Copy) は実際の発音のタイミング信号としては当てにならないことを示唆している。実際に外界へ送りだした信号は自分の感覚器を通してモニター (Reafferent) しなければならないのであろう。FM-FM組合せニューロンは、FM-FM野の背側にあるDF (Dorsal fringe) 野と腹側のVF (Ventral fringe) 野にもある。VF野はDF野から、DF野はFM-FM野から投射を受けている。多重投射の意味はわからないが、それぞれの領野が担当する標的までのレンジは違う。

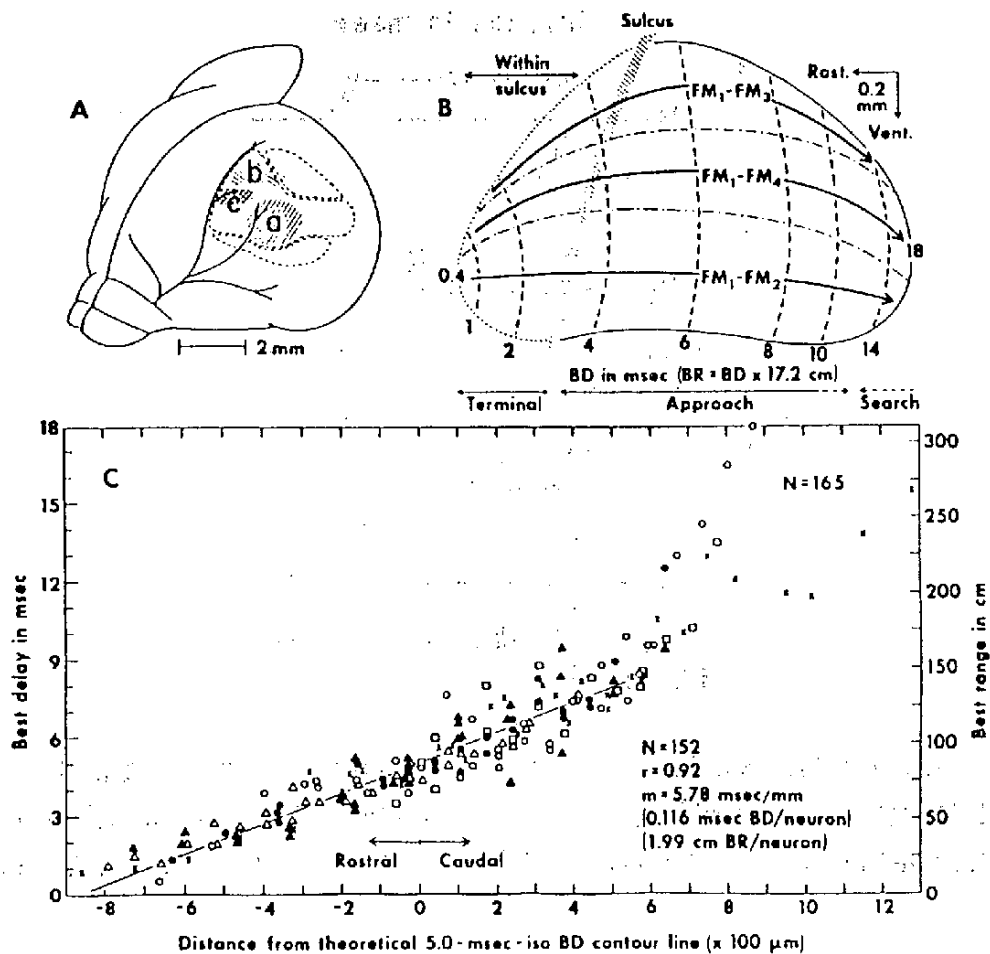


図2.11: FM-FM野での最適遅延時間つまり標的距離の表示目盛り[9]。

⑥ 遅延線とANDゲート

FM₁ から特定の遅延を持ったFM_n との組合せだけに反応するニューロンを作るためには、聴覚系の中にFM₁ の信号だけを遅れさせる遅延線と、2つの信号が有る時のみ出力を出すANDゲートがなければならない。電気魚やフクロウの遅延線は神経軸索を伝わる活動電位の伝播速度を利用している。コウモリの遅延時間は18msに及ぶため神経軸索による遅延やシナプス伝達遅延では間に合わない。コウモリのFM₁ の信号遅延は、中脳下丘のニューロンで起こる抑制からのリバウンドを利用していると推定されている。ANDゲートは内側膝状体(MGB)にある。MGBの背側部は、下丘の中の異なる周波数を受け持つ部位から投射を受けており、FM₁ とFM_n にそれぞれ異なる潜時で弱く反応する。その潜時差に相当する遅れを持ったFM₁-FM_n の組み合わせに強く反応する(図2.12)。ニューロンを見いだすことができる。これらのニューロンは電圧感受性のNMDAレセプターを持っており、これをAPVでブロックするとANDゲートの動作が損なわれる[11]。海馬での長期増幅(LTP)で注目されているNMDAレセプターが数msと言う短時間の増強にも関与しているのは興味深い。

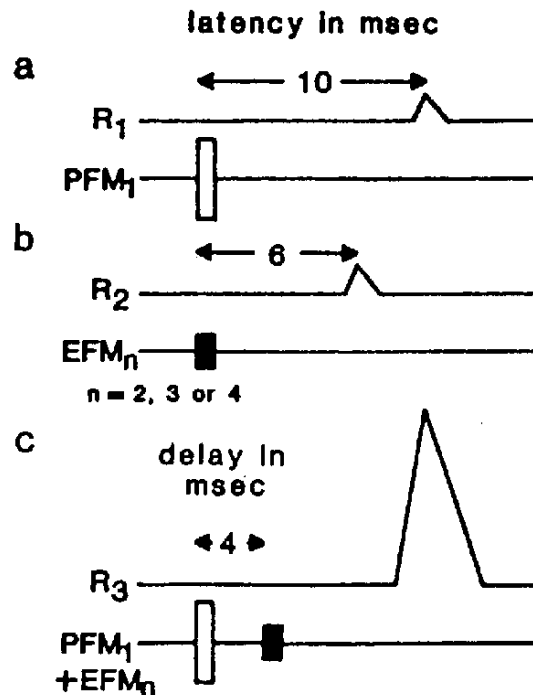


図2.12: 外側膝状体の $FM_1 - FM_n$ 組合せ感受性ニューロンの反応[9]
 FM_1 に対する反応は潜時が長く (a)、 FM_n に対する反応の潜時は長い (b)。
 FM_n を潜時差の分だけ FM_1 より遅く与えると (c)、反応は著しく促進される。

⑦ 階層性並列信号処理

蝸牛基底膜の長さ方向に沿った神経アレイに展開された周波数軸で符号化された神経信号は、周波数帯域ごとに並列に聴覚中枢の上位へ投射されて $CF_1 - CF_n$ 、 $FM_1 - FM_n$ 信号を抜き出す。さらに、MGBではそれらの要素を組み合わせ、その結果を皮質に表示している (図2.13)。ヒゲコウモリの聴皮質の上には標的の大きさ、方向、速さ、距離が特定の部位に表示 (Place code) されている。もし、それぞれのマップの上でどこが活動しているかを「見る」ことができれば、標的の状況を読みとることができる。しかし、実際には誰がこの表示を見るのだろうか？ 脳の活動をみるのは脳自身しかない。飛翔を制御する運動系がこのマップを見るのかも知れない。

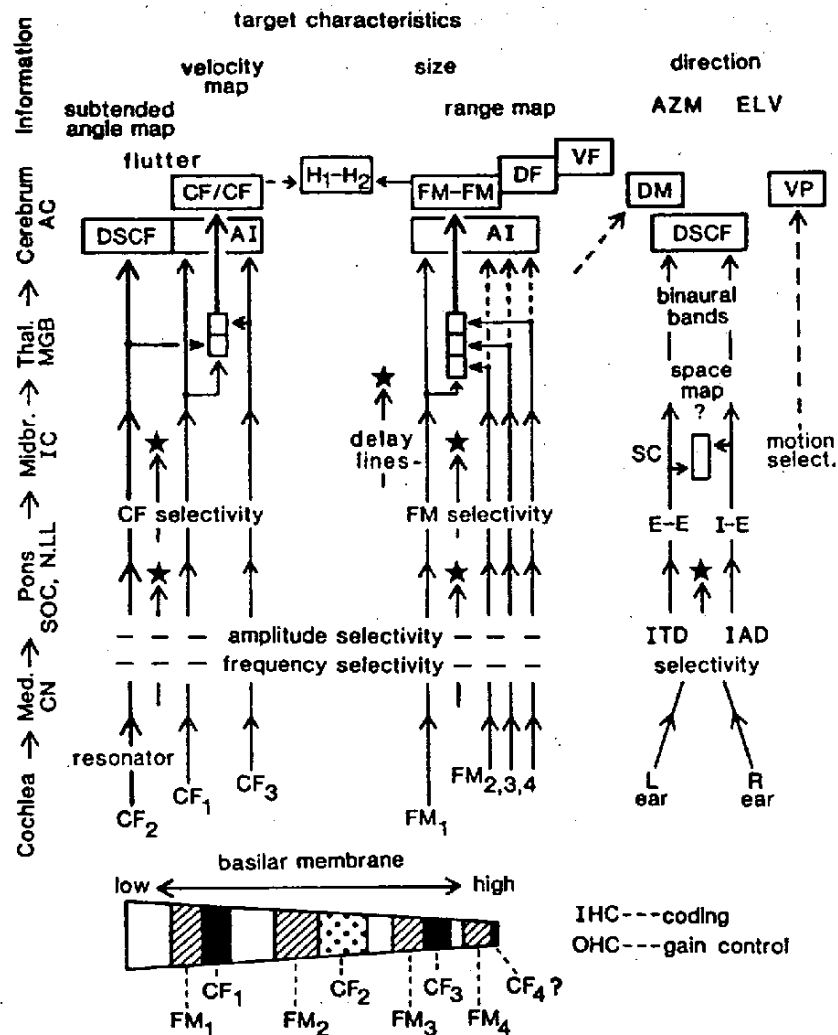


図2.13: コウモリ聴覚系の階層的並列信号処理[9]

(3) マップに関する考察

FM-FM野ではニューロンがその最適遅延の長さつまり標的までの距離の順に並んでいる。FM-FM野から投射を受けるDF野でも軸は同じように並んでいる。しかし、FM-FMニューロンを作るために並んでいるわけではない。組み合わせ感受性ニューロンはすでにMGBで作られている。信号自体はMGBで得られているのに、なぜFM-FM野やDF野で遅延の長さの順に並ばなければならないのか？神経的には反応時刻の差であって、外の空間と直接には対応しない（奥行き深さ方向に対応）。それが皮質の上になぜ並ぶのか？何が並ばせているのか？飛行運動系で使う筋が発生的にある空間配置に由来するからか？何らかの一般化された中間表現[12]が必要で並ぶのか？

感覚系には、それへの入力から最大の情報を得るような自己組織化（ボトムアップ）が必要である。一方、何を座標軸として信号量をマッピングするかについては、トップダウン要請を考えなければならない。感覚系へ対してのトップダウン要請の1つとして運動系を考えるべきではないかと思う。運動系、筋肉系の発生的、解剖学的な空間との拘束が感覚情報処理でのマッピング方式への要請となるのではないかな。もちろん、システム全体

でみれば感覚系と運動系を明確に区分できるわけではなく、運動神経は感覚系の最後の要素であり、感覚細胞は運動系の初段の要素で、互いに拘束し合う。

(4) ヒトの音声認識との対応

ヒトの音声を単純化すると、母音と子音に分けることができる。母音はフォルマントと呼ぶ、いくつかのCF成分の組み合わせた音である(図2.14)。カ(ka)やパ(pa)と言った単音節の音は、音声開始点に周波数の分散したノイズがあり、その後少しの無音期(Voice onset time :VOT)の後、わたりと呼ばれるFM部を経て母音のフォルマントにつながる。VOTの長さの違い及びFMの向きと速さの違いで違う子音に聞こえる。たとえば、kaとpaでは、わたりのFMが違い、paとbaではVOTが違う。このようなことから考えると、ヒトの聴覚経路にもヒゲコウモリのCF-CFニューロンのようにいくつかのCF成分の組み合わせに応ずるものや、FM-FMニューロンのように音と音の時間差に感度良く反応するものがあり、音声情報処理を担っていると考えざるを得ない。

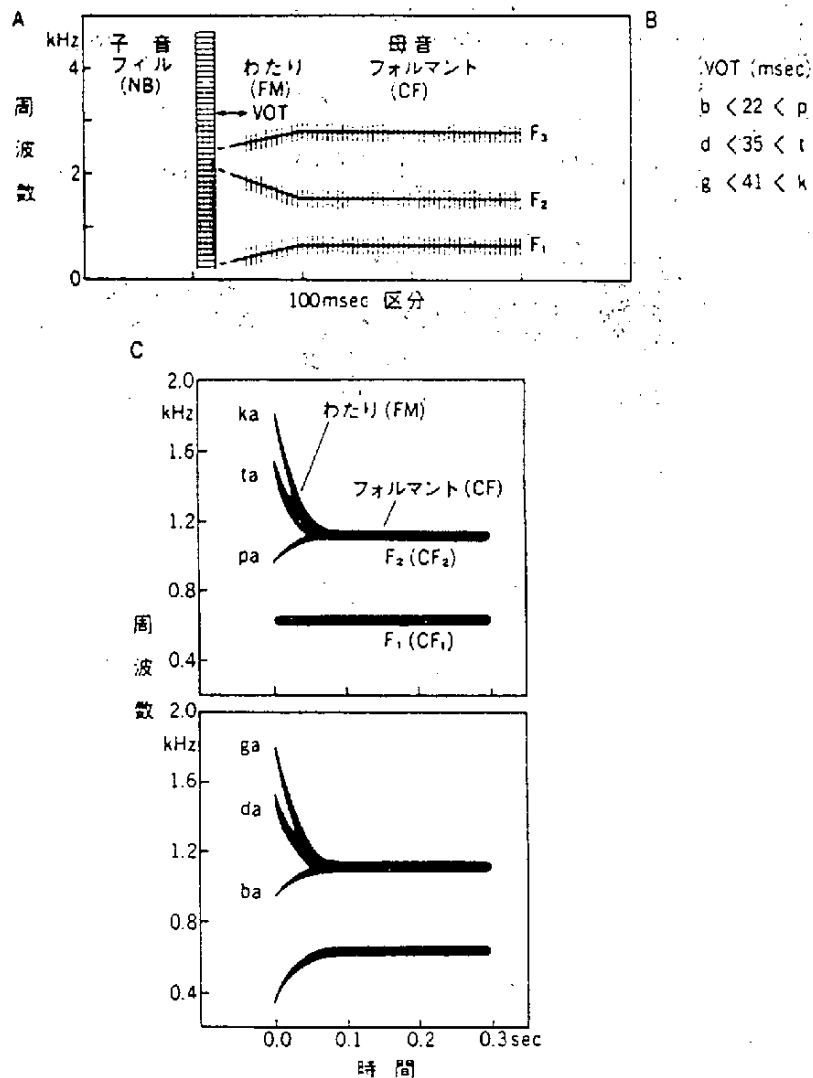


図2.14: 単音節語のソナグラムの模式図[10]

A: 模式図、母音はいくつかのCF音(フォルマント)の組合せ、子音はわたり(FM)の向きや速さおよび音開始ノイズからわたりまでの時間(VOT)で識別されている。

(5) 論理操作へのインタフェース

Turing machineは記号処理機械であって、ヒトの論理操作の代行機械であるから、人工頭脳ではなく、人間頭脳である。脳がどのようにして記号処理（論理操作）をしているかは解っていないが、記号論理以前のレベルつまりどのように記号処理系へ素材となる記号を提示しているのかも解っていない。脳の「柔らかな情報処理」とはシラミつぶし論理の果ての計算量の爆発から逃れていることを指している。脳は、世界を勝手にいくつかのカテゴリに分けて記号化しそれを処理している。それがわれわれの論理操作として見えている。記号処理系は記号を提示するサブシステムに対し処理に破綻を来しそうな記号の提示にはその変更を要求するような相互作用もあるであろう。

我々は「オジイサン」と「オバアサン」という音声を違ったものとして認識できるし、さらにはその違い（ジとバ）を指摘もできる。一方で、[pa]音と[ka]音を違う音として認識はできるが、違い（差異）を指摘することはできない。単に、違うから違う、としか言いようがない。このことは、カとパは記号処理系に提示された記号であって、記号処理系は記号を提示する系（ハードウェアでできたサブシステム）の動作（音の組み合わせの判定）については知り得ないことを示している。SQUID（超伝導量子干渉計）を用いた計測で、これらの音はヒト聴覚野で5~10mm離れた部位に神経活動を引き起こすことが解っている[13]。コウモリの脳で見えたマップの上に表示された神経活動と対比してみると、聴覚野は記号処理系へ記号を提示するインタフェースのように見える。記号処理の神経機構とともに、記号提示の神経機構とその相互作用の解明も重要な課題であろう。

[参考文献]

- [1] 川崎雅司：電気魚のニューロエソロジー，科学，59巻，PP.437-445（1989）.
- [2] 下澤楯夫，加納正道：流れの感覚，動物生理，Vol.4，PP.83-89（1987）.
- [3] 下澤楯夫：逃避行動の神経学，現代動物学の課題7「行動」，PP.107-150，（1991）
- [4] Schildberger, K.: Behavior and neuronal mechanisms of cricket phonotaxis. *Experientia*, Vol.44, pp.408-415（1988）.
- [5] 新情報処理技術に関する総合的調査研究 認識・理解WG報告書 01-R014, pp.13-27（1990）.
- [6] 小西正一：フクロウの音源定位の脳機構，科学，60巻，PP.18-28（1990）.
- [7] ドーキンス，R.:延長された表現型，紀伊國屋書店，（1987）.
- [8] 力丸 裕，菅 乃武男：コウモリの生物ソナーの神経機構，科学，Vol.60, pp.802-811（1990）.
- [9] Suga, N.: Cortical computational maps for auditory imaging, *Neural Networks*, Vol.3, pp.3-21（1990）.
- [10] 菅乃武男：聴覚，生理学1（入来，外山編），文光堂，pp.261-312（1986）.
- [11] Butman, J. and Suga, N.: NMDA receptors are essential for delay-dependent facilitation in FM-FM neurons in the mustached bat. *Soc. Neurosci. Abst.* Vol.16, p.795（1990）.
- [12] Masino, T. and Knudsen, E. I.: Horizontal and vertical components of head

movement are controlled by distinct neural circuits in the barn owl. *Nature* Vol. 345, pp. 434-437 (1990).

- [13] Kuriki, S., Murase, M. and Takeuchi, F.: Specificity of neuromagnetic responses in the human auditory cortex to consonants of monosyllable speech sounds. *Advances in Biomagnetism* (ed. S.J. Williamson et al), Plenum Press, New York, pp. 129-132 (1989).

2.1.3 脳の並列分散情報処理様態の計測システム

脳の情報処理は、神経回路をモジュールとする神経細胞群の活動と、神経回路群をモジュールとする神経ネットワーク回路による活動との、2つの情報処理のレベルでとらえることができる。もちろん、このような神経回路やネットワーク回路による情報処理活動のためには、神経細胞自体の情報処理のための活動が基本となっている。視覚の情報処理においては、物体の形や位置、運動の方向、光の波長（色）などの物体の認識に必要なさまざまな特徴に対して反応選択性を示す柱状構造をした神経回路モジュールからなる神経細胞群の存在があり、これらの神経細胞群の階層的な処理や異種の情報の統合的な処理（神経ネットワーク回路）によって時々刻々ダイナミックに変化する物体の認識が行われる。このような神経の情報処理方式は、コンピュータにおける逐次的な並列処理方式であるパイプライン処理や水平マイクロプログラミング方式と相通ずるものがある。パイプライン処理では、分割された処理ステージにデータを時系列的に流し、各ステージの処理を同期させ、どの時刻においても処理の完了した情報が出力される。これは、柱状構造をした神経回路や神経のネットワーク回路の階層的な処理方式と見なすことができよう。また、水平マイクロプログラミング方式は制御フィールドの命令によってハードウェアブロックを並列に動作させるものであり、神経のネットワーク回路の統合的な処理に相当するといえよう。脳の神経回路と並列コンピュータとの対応に関しは、並列コンピュータによる図形の処理パターンを連続的な配列処理、パッチ状の配列処理、分散的な処理に大別し、それぞれ、視覚一次野や聴覚一次野の柱状構造での処理、下側頭回の神経細胞による処理、および海馬細胞の処理が対応するとした議論も見られる[1]。

しかしながら、神経活動の並列処理がどのようにして実現されているかに関する具体的な知見は、今のところ得られるには至っていない。ところで、並列コンピュータでは、システムの各処理モジュールがクロックに同期して動作する同期システムの場合と、各モジュールはそれぞれデータを受けると動作する非同期システムの場合があるが、いずれの場合も、このような並列処理構造を記述するには、処理システム内のデータの流れに着目したデータフローネットワークが用いられる。これと同様に、神経の並列情報処理の様態を把握するためには、神経細胞モジュール間や神経細胞群モジュール間の時々刻々の情報の流れに着目することが重要な手がかりとなろう。このためには、脳の空間に配列された神経細胞や神経細胞群などの処理モジュールの相互の動作が時間とともに推移する状態、すなわち神経細胞の時空間活動を観測することが必要である。

神経活動の時空間的な観測の方法として、光学的計測法が知られている。この方法には、

脳の部位を電位感受性色素で染色し、神経細胞の活動に伴う神経の膜電位変化を蛍光度や吸光度の変化に変換して光学的に計測するものと、神経細胞の活動を支える代謝に伴って生じる光学的変化を直接計測するものがある[2, 3]。いずれの方法でも光の変化を、ミリ秒以下の時間分解能、数十 μm 程度の空間分解能で多点同時に計測することには変わりがなく、このために通常は $10 \times 10 \sim 16 \times 16$ ピクセルのフォトダイオードアレイが用いられ、100~256点の同時計測が行われている[3, 4]。電位感受性色素を用いる場合には、光学的変化のS/N値をよくするために励起光量に対する吸光、蛍光の変化量が大きく、光変化の応答性が良く、かつ脳の神経細胞に対して毒性のない色素を選択することが必要である[2]。

最近の画期的な研究成果として、松本等による256チャンネルの光計測システムを用いたモルモットの海馬スライスにおける神経回路の長期増強現象(LTP)の空間時間特性のパターン計測の成功があげられる[4, 5, 6]。このシステムでは図2.15[4]で示すように、

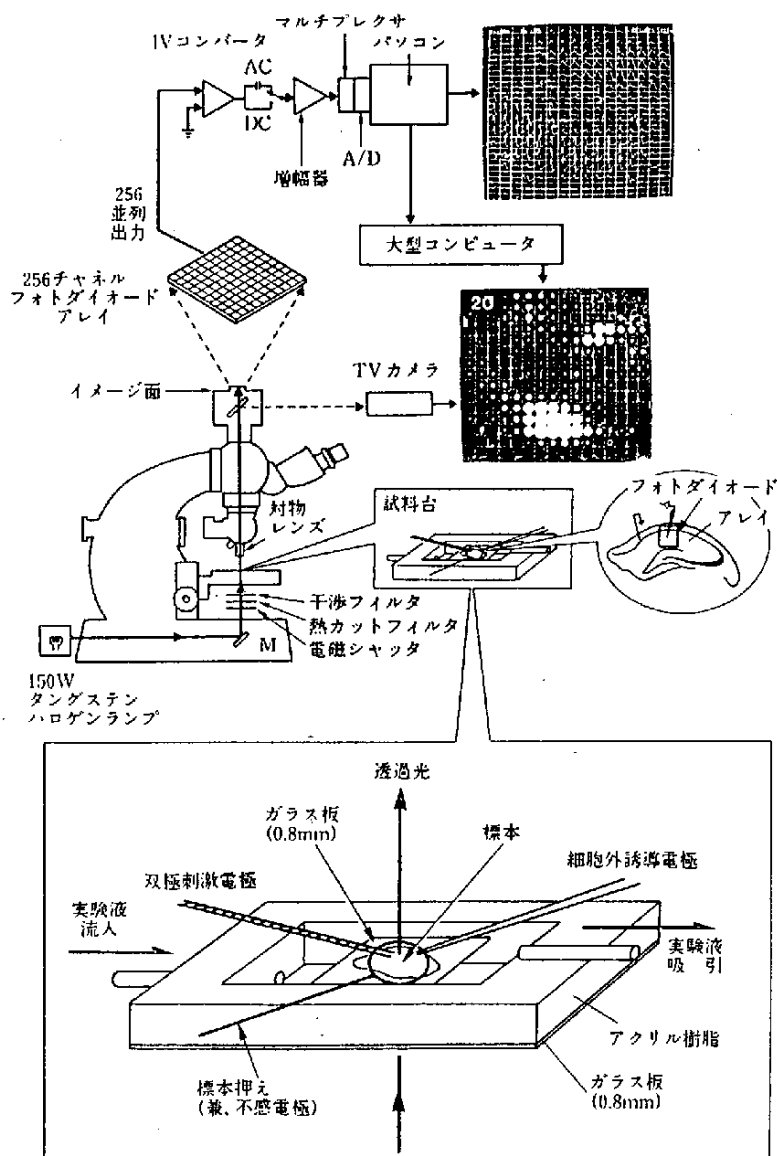


図2.15: 光計測システムによる海馬標本の観測[4]

Oxonol系膜電位感受性色素RH155で染色した還流液中のスライス標本に、 $720 \pm 15\text{nm}$ の波長の励起光を照射し、神経活動に伴う吸光変化を光学顕微鏡の像面上のフォトダイオードアレイによって光計測をしている。1.5mm角のフォトダイオードによる 16×16 ピクセルのフォトダイオードアレイを用い、倍率20倍の光学系での空間分解能は $60\mu\text{m}$ 、電子回路によるデータ取り込みでは0.3ミリ秒の時間分解能を実現している。図2.16[4]は、このシステムによる実験結果の一例である。脳における記憶の部位とされている海馬のシャーフア側枝に100Hz電気刺激を1秒間（テタヌス刺激）与えることによって形成されるLTPをCA1野の神経活動パターンの変化として観測している。図でAはテタヌス刺激前、Bはテタヌス刺激後30分後にそれぞれシャーフア側枝をテストパルスによって刺激したときの応答である。テストパルスの刺激を加えたシャーフア側枝から離れるにつれてCA1錐体細胞の応答は小さくなるが、BはAに比べて、応答はより広がっていることが分かる。

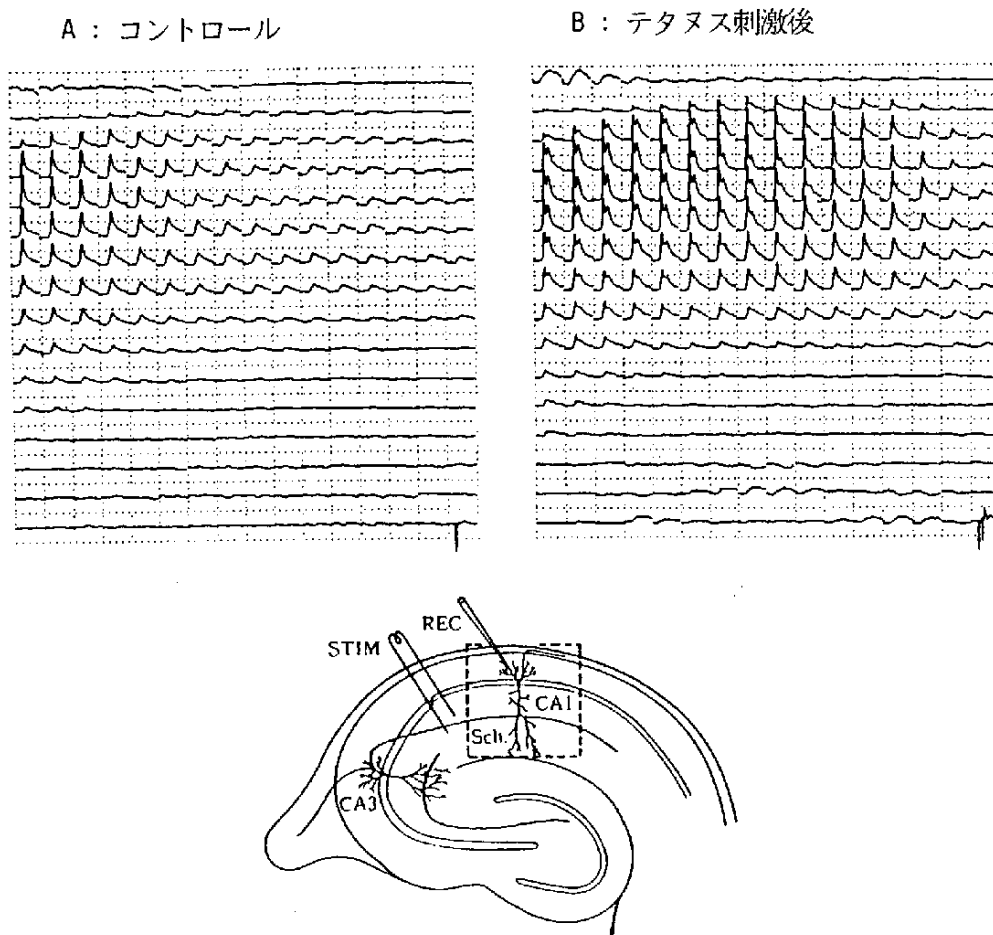
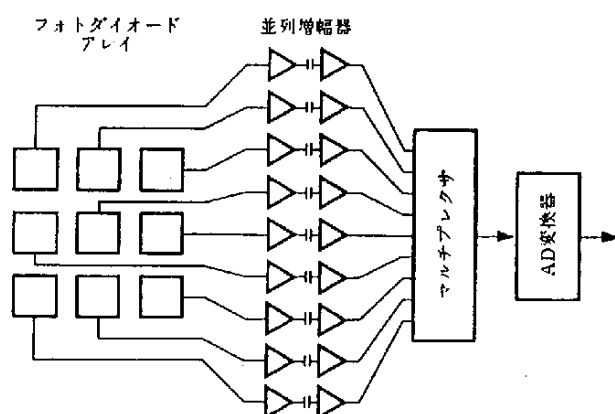


図2.16: 海馬のシャーフア側枝でのテタヌス刺激によるLTPの可視化[4]

これは、刺激を加えたシャーフア側枝とCA1錐体細胞間にテタヌス刺激によるシナプス形成（学習）ができたことによる効果を意味すると考えられている。このように、多点同時の光計測方式によって、神経回路相互間での情報の流れ、すなわち神経の並列処理の様態を観測することができることが示された。松本等は、このような光計測方式の空間分解能をさらに高め、神経細胞単体間の情報の流れを観測することのできるMOSイメージセンサを用いた16、384チャンネルのシステムもすでに開発している[4]。フォトダイオー

ドアレイ方式では、チャンネル数を増やすことによって有効受光面積比が小さくなり S/N を低下せざるを得なくなる。他方、図2.17で示すように、MOSイメージセンサは多数のフォトダイオードとスイッチングトランジスタからなる集積回路であり有効受光面積比はチャンネル数に関係なく一定で空間分解能は $10\mu\text{m}$ 角が得られている。フォトダイオードからの光電子は、PN接合による寄生容量で蓄積され、スイッチングトランジスタの動作により損失なく出力されることで、1回の計測でデータが求まる S/N となっている。この動作は250 ナノ秒毎であるため、250 ナノ秒で同期するA/D変換を開発することによって、システムの時間分解能0.5 ミリ秒が実現されている。今後、このシステムを用いた成果が期待されている。

A) 通常の2次元フォトダイオードアレイ受光システム



B) MOSイメージセンサ受光システム

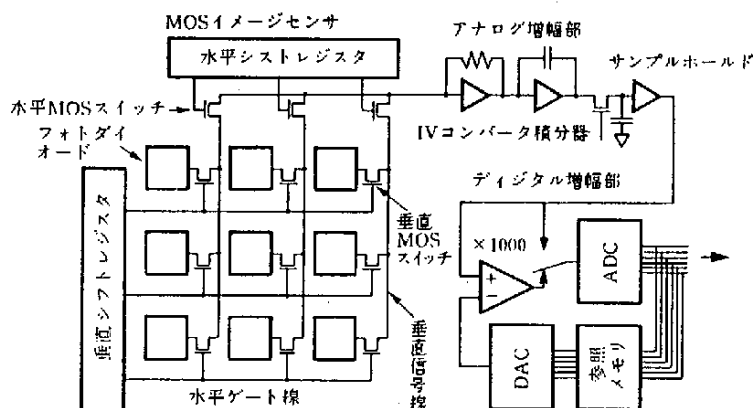


図2.17: 光計測システムにおける2種類の受光方式[4]

福西等は、皮質の聴覚野の周波数部位特性を観測し、神経細胞の音声処理のための並列処理機構を把握するために、モルモットの音刺激に対する聴覚野神経の応答の光計測を行っている[7]。予備実験のために試作した装置で示すように(図2.18)、この場合は、落射型光学系を用いるために蛍光色素を使用することになる。聴覚系の神経活動はサブミリ秒の応答特性に対応しているため、現在用いている128チャンネルシステムでは、0.1 ミリ秒で同時測定 (S/H) 可能となっている。空間分解能は、 $26\mu\text{m}$ 角である。

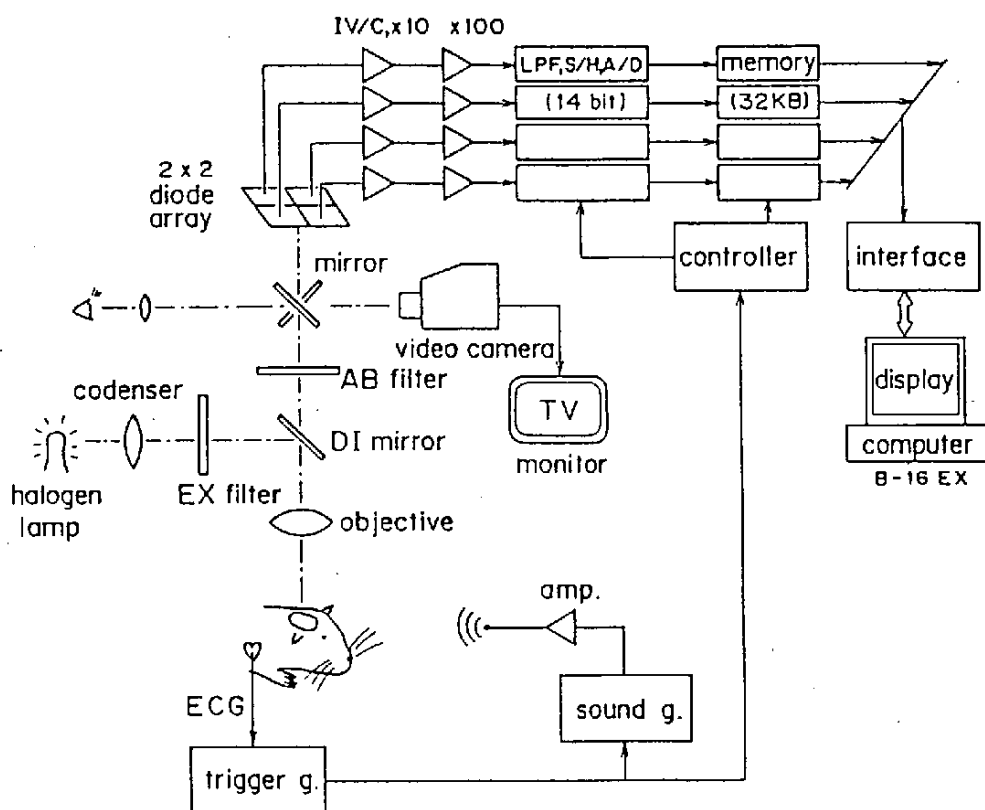


図2.18: 落射型の光計測システムによる聴覚野の観測[7]

このような色素を用いた光計測法は多く用いられていて、国内においても神野（東京医歯大）、外山（京都府医大）、塩野（三菱）などの研究は知られるところである。今後、海馬、内側膝状体等の脳の深部の *in vivo* 計測が可能なシステムへの課題が残っている。他方、色素で変換することをせず光学的変化を直接測定する方法では、照射光源にレーザを用いることによって S/N が良く測定できる最近の実験例もある[8]。

脳の神経回路ネットワークレベルでの分散処理、並列処理パターンの観測にはPET (Positron Emission Tomography) の占める役割は大きいと考えられる。PETは、放射性同位元素の崩壊の際に生ずる陽電子が周囲の陰電子と結合し消滅し、その時180度反対方向に放出される2つのフォトン(511Kevの高エネルギーのガンマ線) 対を対局した検出器対によって検出し、両検出器間の線上のフォトンの発生位置を測定することのできる装置である。半減期の短い放射性同位元素(O^{15} ; 半減期 123秒)を静脈から注入し、音声などの刺激を加えた際の脳の活動部位に集まる放射性同位元素の位置を測定することによって、人の脳の神経活動を観測することができる。単語の処理の際の脳における神経活動部位のトモグラフィ像をPETを用いて測定した最近の例では、人に単語を聴かせた場合に、左右側頭回にある聴覚一次野とともに左半球の聴覚連合野などの異なった3ヵ所の活動部位の存在が視覚的に示されている[9]。PETは今後、このような脳の高次情報処理機構を解明するうえで欠かすことのできない装置である。しかしながら、放射性同位元素生成のためのサイクロトロンが必要なことや、人の脳を対象とするには医療面に限定されるなどから、汎用として用いるのは困難である。また、脳の並列処理を理解するうえで必要な時間分解能が得られないという問題がある。

これに対し、多チャンネルの超伝導量子干渉計 S Q U I D (Superconducting Quantum Interference Devices) システムは、大脳皮質に並行して流れる神経の電流に伴って発生する脳磁界の動的な測定を行うのに都合のよい方式といえる。S Q U I D システムは、超伝導のジョセフソン効果を利用したものであり、例えば1つの弱いジョセフソン接合部をもつ超伝導リングでは、外部磁場を加えると磁気遮蔽（マイスナ効果）がリングに働き、磁場をさらに強めると、遮蔽電流すなわちリング電流も増加するが、ある値を超えると接合部の超伝導が壊れ常伝導になりリング電流も減少する。この時の臨界電流は、磁束量子 Φ ($2.07 \times 10^{-15} \text{ Wb}$) を単位とする値で定まり、磁場をさらに強めるとリング電流が再び増加し、臨界電流に対応して磁束 Φ がリングに流れ込む。このように、外部磁場を超伝導リングに加えた場合リング内に入る磁場は Φ の整数倍となり、S Q U I D は脳磁界のような微小な磁界 (10^{-13} T -) も測定可能となる。ちなみに、S Q U I D の検出限界は 10^{-14} T + である。図2.19[10]で示すような S Q U I D センサーのピックアップコイルの径は現在20mm程度であるが、磁場ノイズの防磁、相殺等によって径は1/2 ~ 1/4倍にすることができると考えられている。このようなセンサーを脳の頭皮表面全体に分布させることによって、人の言語処理に伴う脳の神経回路ネットワークの活動が無侵襲で計測することが可能になろう。S Q U I D 計測の適用の例として、たとえば、人の脳の聴覚野にも先に述べた周波数部位特性が存在していることが推定されるようになっている。わが国においても、栗城（北大）、賀戸（電総研）、今田（NTT）、小谷（東電機大）等の脳磁の研究が知られている。

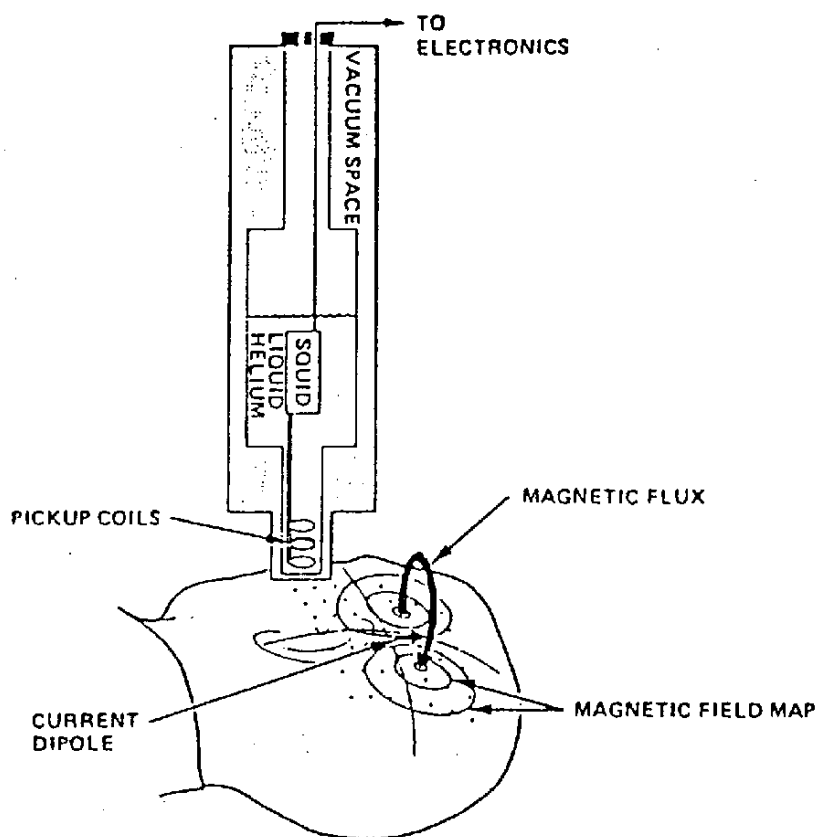


図2.19: S Q U I D システムによる脳磁計測 [10]

神経活動の並列処理の観測には、細胞内カルシウムの測定など細胞レベルの測定も重要であるが、ここでは割愛する。

本節では、脳の高次神経情報処理のための神経活動を特徴づけている、脳のモジュール及びモジュール間の分散、並列情報処理の様態をパターンの観測することのできる計測手法について述べた、エレクトロニクス技術の進歩によって、脳の無侵襲、in vivo 計測のさらに画期的なシステムも期待できよう、これとともに、得られたデータを分析し、モデル化できるソフトウェア技術の開発も一層重要である。

[参考文献]

- [1] Nelson, M. E. and Bower, J. M.: Trends in NeuroSciences, Brain Maps and Parallel Computers, Vol. 13, No. 10, pp. 403-408 (1990).
- [2] De Weer, P. and Salzberg, B. M. edited: optical Methods in Cell Physiology, Wiley (1986).
- [3] Grinvald, A.: Real-Time Optical Mapping of Neuronal Activity, Ann. Rev. Neurosci. Vol. 8, pp. 263-305 (1985).
- [4] 松本 元 他: 海馬の光生理学, 生体の科学, Vol. 41, No. 5, pp. 501-512 (1990).
- [5] 飯島 敏夫, 松本 元: 海馬神経活動の可視化, バイオトレンド, Vol. 2-3, pp. 148-153 (1990).
- [6] 飯島 敏夫, 松本 元: 光学的測定法による海馬神経回路・可塑性の研究, 松本元, 大津 展之 (編), 脳とコンピュータ, 第3巻, 神経細胞が行う情報処理とそのメカニズム, 培風館 (1990).
- [7] 福西 宏有 他: 光学的測定法によるモルモット聴覚野の応答特性の検出, 第4回生体生理工学シンポジウム論文集, pp. 323-327 (1989).
- [8] Ts'o, D. Y., et al.: Functional Organization of Primate Visual Cortex Revealed by High Resolution Optical Imaging, Science, Vol. 249, pp. 417-420 (1990).
- [9] Petersen, S. E. et al.: Positron Emission Tomographic Studies of the Processing of Single Words, Journal of Cognitive Neuroscience, Vol. 1, No. 2, (1990).
- [10] Beatty, J. et al.: Magnetically Localizing the Sources of Epileptic Discharges within the Human Brain, Nerval Research Report, Vol. 2 (1984).

2.1.4 光生理学的手法を中心とした神経回路の機能的結合と動作様式の解明

この分野は現在のところ哺乳動物の脳の研究に適している。ここでは軟体動物神経節の神経細胞に比べると細胞の大きさは小さいが脳のある領域に比較的性質の似た神経細胞が局在するので、電気生理学においても細胞内刺入によらない外部電極を用いた集合スパイク、集合後シナプス電位の計測によっても有用情報が得られてきたのと同様に、光計測が

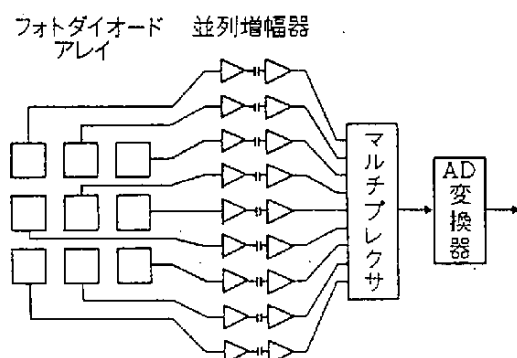
より好適となる対象なのである。これに対し性質の異なる細胞が近接する軟体動物の神経節などは細胞は大きいけれど現在のところ光計測が不得手とする対象である。しかしこれも光計測の平面内での空間解像度を高くして、深さ方向に関する情報についても得られるよう技術的改善が進めば克服できよう。前者については既に解決をみている（下記参照）。

後者については共通点光学顕微鏡の原理を用い掃引速度をミリ秒の時間オーダーまでに速くできる技術的見通しを得ている（松本、飯島、市川、未発表）ので近い将来解決するものと思われる。

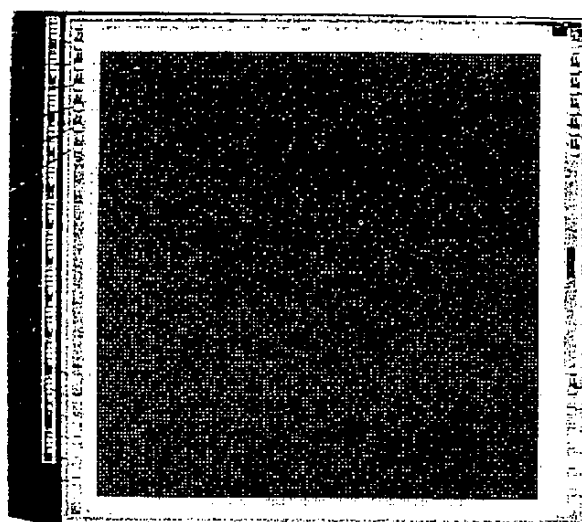
光計測の空間解像力の向上には新しい光センサの開発とそれを活かす新しいエレクトロニクス回路の開発が必要となる。最近、 128×128 (16,384)点からの神経活動を 0.5msec の時間分解能 (16,384 点あたり) で光記録できるシステムが開発された [1, 2]。従来の 100 ~ 400 チャンネル光計測システムでは各フォトダイオードにそれぞれ 1 台ずつ増幅器が接続し、信号を 1,000 倍以上それぞれ増幅した後マルチプレクサで時分割に多重化し、A/D コンバータでデジタル信号に変換しメモリに格納してコンピュータで処理する（図 2.20 A）。この方式ではチャンネル数の増加に伴ないフォトダイオードからの信号引き出し線の数と増幅器の台数が比例して増加する。前者によって、配線が著しく困難になるばかりか、フォトダイオードの占める面積に比べ配線の占める面積が増し、開口率が著しく低下する。後者では、増幅器数とともに後段のエレクトロニクスが複雑になり、その費用も馬鹿にならない。これらの困難は、MOS イメージセンサと新しいエレクトロニクス回路の開発によって克服した。MOS イメージセンサはフォトダイオードとスイッチングトランジスタ (MOSFET) を同一チップ上に集積した IC である。フォトダイオードで光電変換された光電子は、フォトダイオードの P-N 接合による寄生容量で蓄積される。蓄積された電荷はスイッチングトランジスタを ON にすることによって取り出すことができる。こうして読み出し時以外の時間に入力した光信号は蓄積され平均化されて取り出されるので、単なるフォトダイオードアレイに比べ S/N が著しく改善される。さらに各画素でのダイナミックレンジが 10^4 程度になる様、ピクセルのサイズを $70 \times 70 \mu\text{m}^2$ とした。これは神経活動に伴う光変化量が $10^{-2} \sim 10^{-3}$ で、この変化を繰り返し加算せずによい S/N で計測できるためである。読み出しはゲート線を ON にすることで、このゲート線に沿うフォトダイオードの信号を信号線上に移し、信号線上の信号をさらに時分割し多重化した一本の出力線路上に取り出すことで行う（図 2.20 B）。一画面当り 16,384 点よりの信号を 0.5msec で読み出すとすると、1 画素当りの読み出し時間は 30nsec となる。この為、画面を 8 つの領域に分割し、8 並列出力線によって各画素の読み出し時間を 250 nsec にしている。こうして、後段の A/D コンバータに 14 ビット以上 (信号変化分が 10^{-4} 以上を扱える為) で信号変換時間が 250nsec のものが必要とされる。この様な仕様の A/D コンバータは市販されていないので、光計測の主旨に沿って回路を作成した。それはデジタル増幅部である (図 2.20 B)。まず、基準となる 16,384 点からなる画面のデータをデジタル増幅部の差動増幅器を通さず A/D コンバータ (8 ビット、250nsec) を介し直接参照メモリに格納する。次に、光計測したい画面のデータと参照メモリの各対応する画素の差を 1000 倍程度増幅し同じ A/D コンバータを通して次々と外部のバッファメモリに記憶する。こうすることで、神経活動に伴う、微小な光変化量を S/N 良く 16,384 点実時間計測し得ることが可能となった。16,384 ピクセルの MOS イメージセンサの受光面を図 2.20 C に示す。この MOS イメージセンサ

を用いた光計測システムの特徴は次の通りである：(1) 神経活動を実時間(0.58 ミリ秒の時間分解能)で計測できる。(2) 空間分解能は $1 \times 1 \text{ mm}^2$ の領域で16,384点からの神経活動を記録するとき $8.1 \times 8.1 (\mu\text{m})^2$ である。この場合、試料からの光を約10倍に拡大してセンサに照射する光学系を必要とする。(3) S/N比は極めて高いと考えられるが、下記の条件下ではさらに向上させることができる。すなわち、繰り返し加算による積算操作が可能なき；時間分解能を0.58ミリ秒よりもっと遅い時間分解能で良いとき（フォトダイオードの接合容量をはじめとする積算効果によって）；空間分解能を16,384点よりさらに粗にして良いとき（いくつかのピクセルの出力を加算し空間的平均化操作によって）、等々のときである。

(A) 通常の2次元フォトダイオードアレイ受光システム



(C) 16,384チャンネルMOSイメージセンサ



(B) MOSイメージセンサ受光システム

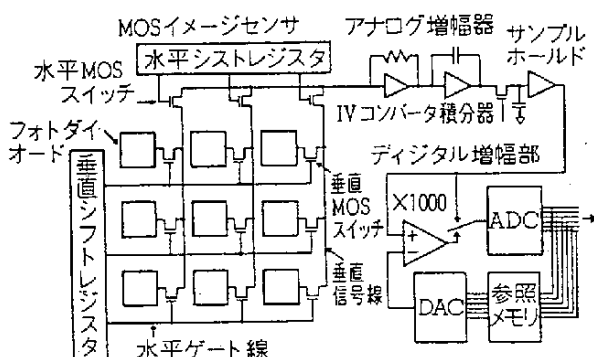


図2.20: 新しい光計測システムとMOSイメージセンサ[2]

神経活動の256点光計測によってこの手法の、脳での情報処理・学習・記憶の基本機構の解明研究に対する有効性が示され、さらに16,384点光計測システムの開発が光生理学を脳・神経科学の一大分野に発展させるものと期待される。光生理学が電気生理学を補って、神経回路の動作様式の解明に役立つものと期待される。

光生理学によって得るであろう膨大なデータの中から意味ある情報を抽出する為にも、また電気生理学による非常に集中して意図の強い実験[3]によって意味ある情報を抽出する為にも、これからはますますもって理論的研究は重要となる。この中で皮質マップの構

造形成の理論[4, 5, 6, 7] は極めて注目されよう。この理論は、活動度依存的に自己組織化される脳構造を、生理実験に基づく3つの仮定から導いた式によって数学的再構成を行おうという、極めて意欲的なものである。その3つの仮定というのは、

- (1) 可塑性シナプスは後シナプス側より分泌される栄養因子を奪い合って互いに競合し、より多くの栄養因子を得るものは成長し少なく得るものは衰退する。
- (2) 可塑性シナプスは前シナプス側のスパイク頻度を指標とする活動度と後シナプス側の局所的な脱分極とが同期するかどうかによって発芽してシナプス数を増やすか消失して減らす。
- (3) シナプス結合の変化が起こる前に、可塑性シナプスのある層内の神経細胞には既に側方に結合が形成されている。

仮定(1) は最も効率の良いシナプスを生き残らせることを意味し、また数学的定式化の中でシナプス結合数の発散を防ぐ為に有効である。すなわち、後シナプス側から単位時間に分泌される栄養因子の量は有限であるので、シナプス数が少なければ栄養因子がすべてのシナプスにゆきわたり安定化されるが、シナプス数が多いと栄養因子が各シナプスにゆきわたらず安定化シナプスの数が減少する。仮定(2) によって安定化するシナプスを選択する。すなわち、局所的なH e b b則に従って活動度依存的な安定化を行うのである。前シナプスからの伝達物質の放出と後シナプス側の脱分極とが同期するとシナプスの安定化は促進される。これに対し、伝達物質が後シナプス膜に受容されたとき後シナプス膜が過分極しているとシナプス結合が不安定になったりシナプス結合が衰退する。

この3つの仮定から2つの神経細胞層（投射する側と投射を受ける側の細胞層）の間でのシナプス結合密度の時間発展を記述する式が導出される。さらに、シナプスでの電気的活動の時間スケールがシナプス成長あるいは衰退の時間スケールに比べ圧倒的に短いことを考慮して、この発展方程式に断熱近似が適用できること、および投射側の軸索での発火頻度を確率過程とみなすことができるとするとこの発展方程式の平衡解は良く知られた形のハミルトニアンで与えられるPotts スピン系の熱力学に帰着できることが分かる。このハミルトニアンの扱いは固体物理学ではよく知られており、したがって、外界からの感覚入力の特徴が大腦皮質上に特異的な神経投射構造（皮質マップの構造）形成を行うという神経科学で良く知られている実験結果についてこの立場からシミュレートすることに成功している。ここで、対象としているのは、眼優位性コラム形成、方位選択性コラム形成、トポグラフィック・マップ形成である。とくに眼優位性コラム形成に関しては、猿と猫でのコラムの違い、視覚奪取や人工斜視などの異常成育環境下でのコラムの違い、ノルエピネフリンやムシモール（GABA拮抗剤）などの薬理効果による形成コラムの違い、など異常状況下での実験結果とも詳しく検討している。これらはMillerとStryker ら[8, 9] によっても同じ様に検討されている。Millerらの出発方程式は田中のPotts スピン系の式をさらに近似したIsing スピン系の式である。田中の理論は、(1) 最も効率良いシナプスを生き残らせ、(2) 同期して発火する神経終末が互いに集まり、非同期で発火する神経終末が互いを避ける、という相関性によって、感覚系から強い相関をもって発火する神経終末が大腦皮質で互いに隣接して投射する、ことの定式化と言えよう。今後の発展を期待したい。

[参考文献]

- [1] 市川道教, 村山任, 松本元: 神経活動リアルタイムイメージシステムの開発, 松本元(編) シナプス可塑性からバイオコンピューティングへ, 丸善, (1991).
- [2] Ichikawa, M., Matsumoto, G.: An optical system for real-time imaging of neural activity in the brain at 128×128 sites, Proc. Meeting for Neurosci, Soc. (St. Louis), (1990).
- [3] Miyashita, Y.: Neuronal correlate of visual associative long-term memory in the primate temporal cortex, Nature 335: pp.817-820, (1988).
- [4] 田中繁: 眼優位性コラム形成に対する理論的考察, MBE 87-153: pp.385-392, (1988).
- [5] 田中繁: 皮質地図構造形成の理論—眼優位性コラム, 方位選択性コラム, トポグラフィック・マップの形成—, MBE 88-138: pp.107-112, (1989).
- [6] 宮下真信、田中繁: 皮質地図構造形成の理論—トポグラフィック・マップの形成過程の解析—MBE 88-137: 101-106 (1989).
- [7] Tanaka, S.: Theory of self-organization of cortical maps, in, Touretzky, D. S. (ed): Advances in neural information processing system 1. 451-458, Morgan Kaufmann, (1989).
- [8] Miller, K. D., and Stryker, M. P.: The development of ocular dominance columns: Mechanisms and models, in, Hanson, S. J., and Olson, C. R. (eds): Connectionist modeling and brain function: The developing interface 255-305 MIT Press, Cambridge, (1990).
- [9] Miller, K. D., Keller, J. B. and Stryker, M. P.: Ocular dominance column development: Analysis and simulation Science 245: pp.605-615, (1989).

2.2 神経細胞の概念の見直しは必要か

2.2.1 ノンスパイクニューロンと局所回路

神経細胞（ニューロン：Neuron）の一般概念は、これまで長い間にわたって、活動電位（スパイク：Spike）発生と、その伝達、そして1個のニューロンが1つの機能単位という観念と結び付けて考えられてきた。しかし、今ではこのような見方はすでに古典的なものであると言わなければならなくなってきた。ニューロンのもっとも基本的な機能として考えられるニューロン相互間の情報伝達は、必ずしも活動電位による必要がなく、むしろ、かなり広範囲に活動電位に頼らない情報伝達、ノンスパイク情報伝達(Nonspiking Communication)が行われていることが明らかになってきたからである。事実、脊椎動物、無脊椎動物を通して、特に感覚系の神経要素の中に、数多くの活動電位によらない情報伝達を行う、いわゆるノンスパイクニューロンが分布していることが明らかになってきたからである[1]。

たとえば脊椎動物では、視細胞、さらに網膜神経節内のいくつかの種類の細胞がそのような動作をすることが明らかになり[2]、一方無脊椎動物、ことに昆虫[3]、甲殻類[4]、すなわち、節足動物一般の中枢の中で、感覚系にも、また運動系にも多くのノンスパイクニューロンとしての介在ニューロンが存在することが示されたからである。特に、1980年代には前運動介在ニューロンとしてのノンスパイクニューロンの存在がにわかに注目されるようになった。感覚情報処理に限定されて存在するかのように思われたこの種のニューロンが、感覚系に留まらず中枢情報処理の広い範囲の中で、重要な役割を果たしていることが次第に明らかになりつつある。ただし、注意しておかねばならないのは、これまでのところ、脊椎動物の運動系にはこの種のニューロンが存在することは報告されていない。これが、事実そうなのか、それとも、ノンスパイク動作の発見に必要な解析パラダイムが、これまで脊椎動物に適応されることが少なく、現在もその状態が変わっていないことによるかを結論するには、もう少し経過を見守る必要がある。したがってノンスパイクニューロンの前運動性の介在ニューロンとしての知見は、今のところ無脊椎動物のそれに頼ることになる。

スパイクによらない情報伝達が、どのような特性を持ち、どのような動作を行って、神経系の中でどのような機能を果たしているのか、さらに、局所回路要素としてのこのようなニューロンは神経回路内にどのように組み込まれているか、またその動作と機能がどんなものであるかをこれまでの成果にもとづいて検討する。

(1) ノンスパイクニューロン

まず、ノンスパイク情報伝達をもっぱらその機能としているノンスパイクニューロンについて、その分布、構造、機能を見てみよう。

① ノンスパイクニューロンの分布

これまで知られているノンスパイクニューロンの種類と、これを持つ動物種は表2.2に示されている[5]。

表2.2: ノンスパイキングニューロンの種類と動物種

存在する系	場 所	種 類	主な機能
中枢運動系	昆虫胸部神経節	介在神経	跳躍制御
	昆虫食道下神経節	介在神経	呼吸リズム形成
	甲殻類腹部神経節	介在神経	運動制御、感覚統合
感覚系 視覚系	脊椎動物網膜	一次感覚細胞 (視細胞)	光受容
		介在神経 (水平、双極細胞)	視覚統合
嗅覚系	昆虫、甲殻類複眼	一次感覚細胞 (視細胞)	光受容
	脊椎動物嗅球	介在神経 (顆粒細胞)	嗅覚統合
固有受容器	甲殻類附属肢	一次感覚細胞	張力受容器

特別な例を除きこれらの細胞に共通するのは、活動電位の伝播の場となる構造としての、軸索(Axon)が存在しないことである。1つの細胞としてのニューロンはその代わり通常のスパイキングニューロンの樹状突起(Dendrites)と類似の構造でほとんど作り上げられているように見える(図2.21) [6, 7]。樹状突起の名称が持つインプリケーションとして、主として入力の場合としての意味を持つが、このようなニューロンでは出力構造でもあるため、樹状突起ではなく神経分枝(Neurites)という構造的な名が広く用いられるようになりつつある。軸索を持たないこととあいまって、これらのニューロンのうち、中枢内に存在するものは、単一の体節内にすべての部分が含まれるため、一般の節間ニューロンに対して、局所、あるいは局在性ニューロン(Local Neurons)として分類される。

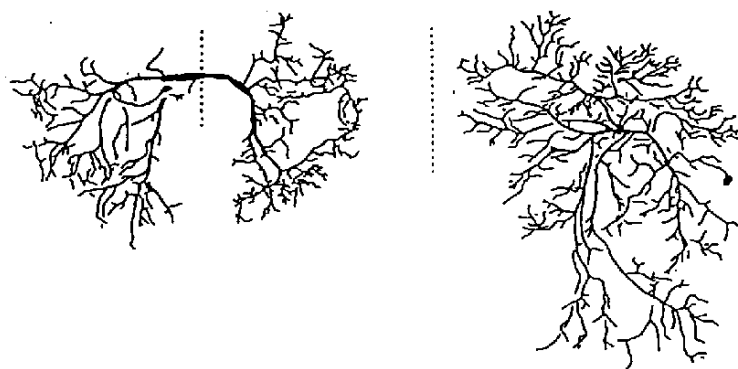


図2.21: ザリガニ最終腹部神経節のノンスパイキングニューロン

左は両側性の後感覚介在ニューロンとして作用するノンスパイキングニューロン。
右は片側性の前運動ニューロン作用をもつノンスパイキングニューロンの一例。
縦の点線は神経節の正中線。

一次感覚細胞としてのノンスパイキングニューロンは、たとえば脊椎動物網膜視細胞の例にすれば網膜構造の一層を形成して多数存在するが、神経回路要素としては比較的単純なあり方、すなわち、入力層の第一層を形成しているにすぎない。しかし、無脊椎動物の中枢内ノンスパイキングニューロンでは、神経中枢内にあるニューロンのうち、どのような位置と割合を占めているのか、また他のニューロンとの接続がどのようなものかが明らかにされることが求められる。

昆虫と甲殻類の両方で、その腹部神経節に含まれるニューロンの総数と、そのうちに含まれる局所性ニューロン、さらにその中のノンスパイキングニューロンの推定がそれぞれ行われている[8, 9]。いずれの場合も1つの神経節に含まれるニューロン、すなわち、細胞体を神経節内に発見できるニューロンの数は650~700個である。このうち局所性ニューロンは45%前後を占め、その少なくとも半数以上はノンスパイキングニューロンであると推定される。したがって、ノンスパイキングニューロンの数はこれらの動物では、一神経節150ないし200個である。バッタの胸部神経節でも同様であることが分かっている。しかし昆虫、甲殻類とも、さらに上位の食道上（脳）、食道下両神経節ではどのような割合を占めるかについては分かっていない。

② ノンスパイキングニューロンの形態、構造

(a) 全体構造

ノンスパイキングニューロンの形態は、ニューロン内に蛍光色素、酵素などを注入し、細胞全体の像を得ることで調べられている。前述のように、この種のニューロンは軸索と見なせるような構造は持っていない。網膜水平細胞、バッタの胸部神経節ノンスパイキングニューロン、甲殻類ノンスパイキングニューロンの一部は良く発達した神経分枝を多数持つ部分が2つの領域に分かれていて、その間を軸索に良く似た長い神経分枝がつないでいる（図2.22）。しかし、この部分でも活動電位を生ずることがない。腹髄神経節内のノンスパイキングニューロンは神経節の左右半分のいずれかの方に構造を持つ半側性のものと、両側に分枝を持つ両側性のものとに分類できる[7]。両側性のものは数が少なく両側にまたがる中央部にはほとんど分枝がなく、また左右で微細構造に相異があり、感覚の側抑制形成の特別な機能を持つとされている。

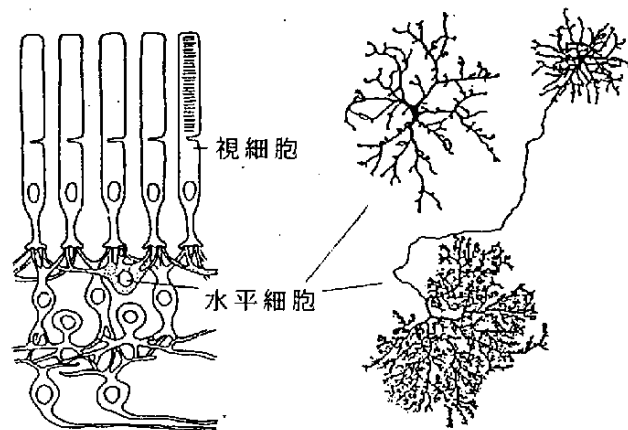


図2.22: 脊椎動物の視神経節水平細胞

神経分枝の分布領域が2つに分かれ、スパイクを生じない長い分枝によって結ばれている。

(b) 微細構造

ノンスパイクニューロンの微細構造の特長は、そのどの分枝の部分にも多数のシナプス構造が見られることである。しかも、大部分の分枝で、出力シナプス構造と入力シナプス構造が近接し混合して存在することである。神経分枝上のシナプス構造は、化学的シナプスに特有なもので、これまでのところ、電気的シナプスの構造は見られていない。すなわち、ノンスパイクニューロンのシナプスはすべて、化学的なものであると考えられる[10]。

分枝の内側にはシナプスヴェシクルが充満している。一出力シナプスあたりのヴェシクル数は2000程度であり、通常のスパイクニューロンと比較して特に大きな相異はないと考えられる。

③ ノンスパイクニューロンの情報伝達

(a) 後シナプス細胞への作用

ザリガニの最終腹部神経節である第6腹部神経節の前運動ニューロン型のノンスパイクニューロンの動作で見ると、ノンスパイクニューロンの運動ニューロンに対するシナプス効果は非常に大きい(図2.23)[4, 11]。1 nA程度の微量な電流注入で運動ニューロンの膜電位は注入の間連続して変化を示し、また、運動ニューロンのスパイク発射も明白な影響を受ける。一個のノンスパイクニューロンに対する生理学的に正常な領域に属する1 nA前後の電流注入でこれだけの影響を見ることができるのは、ノンスパイクニューロンによる情報伝達が、決して補助的なレベルのものではないことを示していることができる。

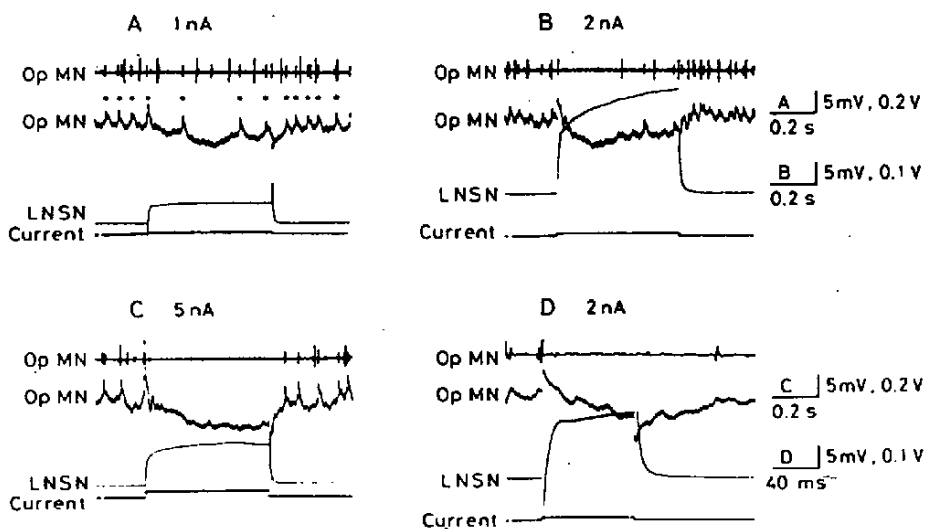


図2.23: ノンスパイクニューロン (LNSN) への電流注入によって、運動ニューロン (開筋ニューロン) (Op MN) に生ずる膜電位変化とスパイク発生抑制作用。

1つの運動ニューロンに収斂する前運動ニューロンの数が少なくとも数個あるいは10個を越えることからも明かである。ノンスパイクニューロンと運動ニューロンの間の接続は、通常の興奮性接続、抑制性接続に対応するものの両方が見られる。しかし、ノンスパイクニューロン相互の間にも接続があり、この相互接続は抑制性接続で

あると考えられている。しかし、通常の抑制性接続が前シナプス細胞の活動に伴って後シナプス細胞に抑制効果を持つだけであるが、ノンスパイク情報伝達では膜電位が静止電位のどちら側に変化するかによって、後シナプス細胞に及ぼされる効果が逆転する、すなわち通常のシナプスに見られない両方向性の作用を持つ（図2.24）[12]。人工電流注入の期間中後シナプス細胞への効果があること、静止膜電位を中心にどちら向きの通電でも、効果は反転するが作用を示すことは、ノンスパイクニューロンが静止電位に留まっているときも継続的に伝達物質の放出を続けることができることを示している。神経接続の中でこのような両方向性の制御を行なうものは、このノンスパイクニューロンを前シナプス細胞とするもののみである（図2.25）。

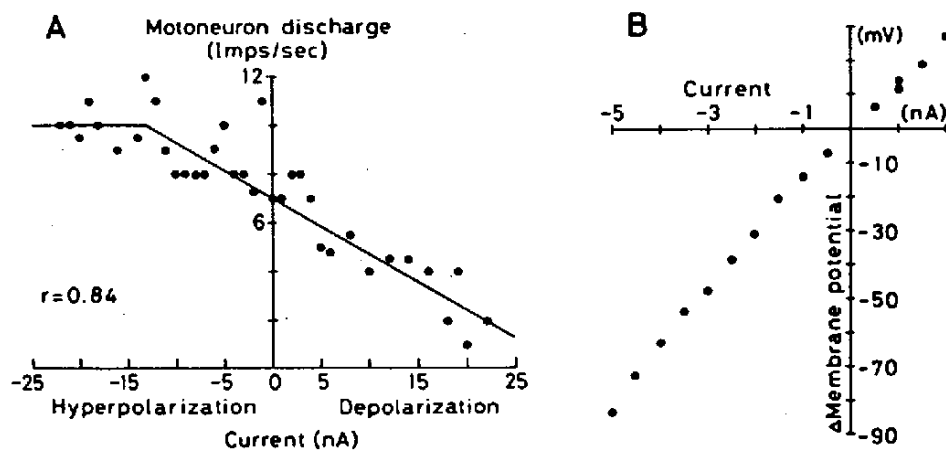


図2.24: ノンスパイクニューロンへの脱分極、過分極電流注入（A横軸）による運動ニューロンの発射頻度変化。（B）注入電流量と運動ニューロン膜電位変化

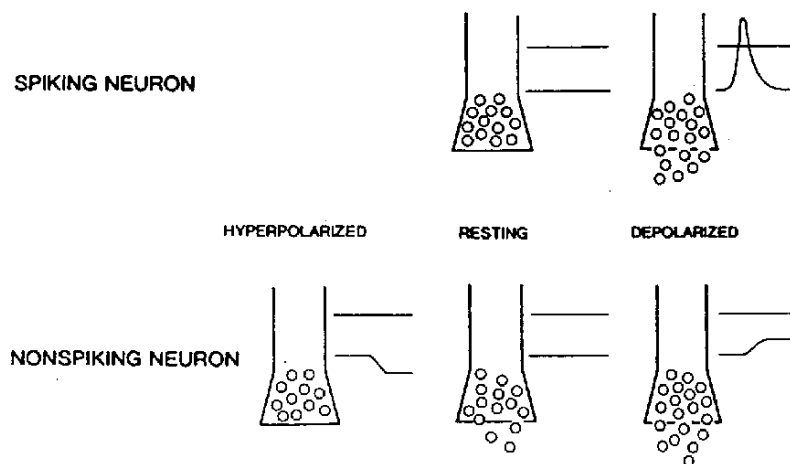


図2.25: スパイク、ノンスパイクニューロンの伝達物質放出様式の模式図

また、いくつかのニューロンは基本的にはスパイクニューロンとして動作しながら、一方、ノンスパイク情報伝達モードも利用していることは明かである。たとえば、イセエビ近縁種の胃腸神経節ニューロン間や[13]、ザリガニ最終節の運動神経間にはスパイクによらない相互情報伝達が[14]、運動ニューロンとしての典型的な活動電位発生

能と平行して存在することが示されている。このようなスパイキング、ノンスパイキングの情報伝達様式の混在は、視神経節のアマクリン細胞や、嗅球の顆粒細胞といった脊椎動物にも認められるものである。結論を先に提示すれば、このようなスパイク、ノンスパイクの伝達様式の混在はニューロンの持つ基本的な性状であり、神経情報統合の中では、これまで、そして現在一般に容認されているよりもはるかに広範に実在するものであることが確実視できるものである。もし、このことが確立すれば、最初に述べたような古典的なニューロンの概念は、修正を必要とし、神経回路についての、われわれのイメージも塗り替えられる必要があることになる。

(b) ノンスパイキングニューロン内の情報伝達

スパイキングニューロンでは、通常その出力は軸索を走る活動電位スパイクによって軸索終端部から後シナプス細胞に向かって行なわれる。出力シナプスを形成するシナプス構造は終端部に限って存在すると考えられる。しかし、ノンスパイキングニューロンでは通常のニューロンの樹状突起に当たる神経分枝上に入出力両シナプスが混在する。したがって、この種のニューロンでは、神経分枝の上でシナプス入力がどのように拡散伝播されるかを考える必要がある。スパイクによらずシナプス電位のみでの情報伝達は、電位の受動的拡散の範囲にのみ限られる。そのシナプス電位の影響を受ける範囲の中にある出力シナプスは、その場所の膜電位変化分に対応したシナプス伝達物質の放出量変化を起こすと考えることができる（図2.26）。

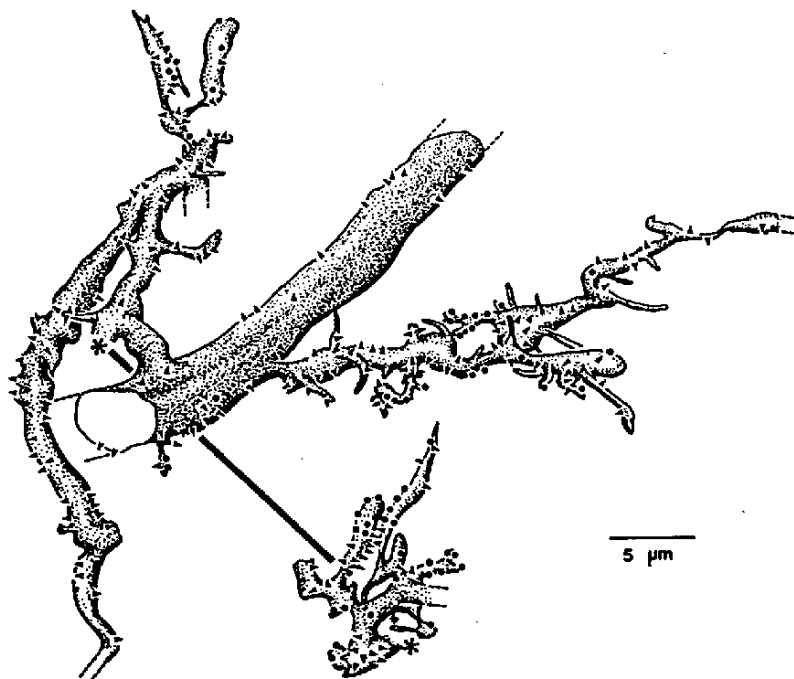


図2.26: ノンスパイキングニューロン上の入力（黒丸）、出力（黒三角）シナプスの分布

ノンスパイキングニューロンの神経分枝に沿う電位の拡散は、神経分枝のケーブル特性、すなわち、膜抵抗と分枝内原形質の長さ方向の抵抗に依存するケーブルとしてのスペースコンスタント（ λ ）で規定される。ノンスパイキングニューロンの分枝のスペースコンスタントは直接測定が難しいが、モデル計算（Rallのモデルによる[15]）と実測からの推定が試みられている。その結果は、複雑な分枝の枝分かれによる減衰も加えて、分枝上

の入力シナプス電位は細胞の一部にのみ影響をもつことが検証される。このことは数十ないし数百ある分枝がそれぞれ半ば独立した入出力系として動作することを意味している。

(2) 回路要素としてのノンスパイキングニューロン

① 回路内の位置

ノンスパイキングニューロンは感覚細胞、あるいは介在ニューロンとして存在することが分かっているが、これまでのところ運動ニューロンとしては知られていない。これは、神経系の系統進化、特に中枢神経の形成が辿った進化過程から見て、運動ニューロンは細胞体を体表から隔たった中枢内に置いて、体表に近い内部にある運動器官を動作させるという原則的な形を取っている結果と見ることができる。

(a) バッタの神経階層

バッタ中枢のノンスパイキングニューロンは Burrowsら[16]の研究によれば、非常に明白な位置を占めている。胸部神経節のノンスパイキングニューロンは、附属肢の位置調節、特に附属肢表面に分布する感覚毛の刺激による反射による位置調節に関係している。この反射経路によって、バッタは歩行中に起こる足先以外の部分への接触刺激の位置と大きさに対応して、附属肢の位置を変える。感覚毛への接触刺激は、まず、感覚毛の基部に分布する感覚一次ニューロンによって神経節へもたらされる。感覚一次ニューロンは、局在性スパイキングニューロンに接続する。局在性スパイキングニューロンは、神経節内の腹側に分枝をもつ数十個のニューロン群で、それぞれ、附属肢の表面の特定の領域の感覚毛と接続を持ち、固有の受容野を形成している。これらのスパイキングニューロンは後感覚性ニューロン層として一層を形成しているが、この層内では相互接続を持たない。スパイキングニューロンの出力は、ノンスパイキングニューロン層に拡散供給される。ノンスパイキングニューロンは相互に広範囲に接続されている。ノンスパイキング層に続いて運動ニューロン群が接続されている。一個のノンスパイキングニューロンは複数の運動ニューロンに接続を持ち、その集合は反射運動の特定の運動様式に関連する運動ニューロン群を集約しているように見える(図2.27)。

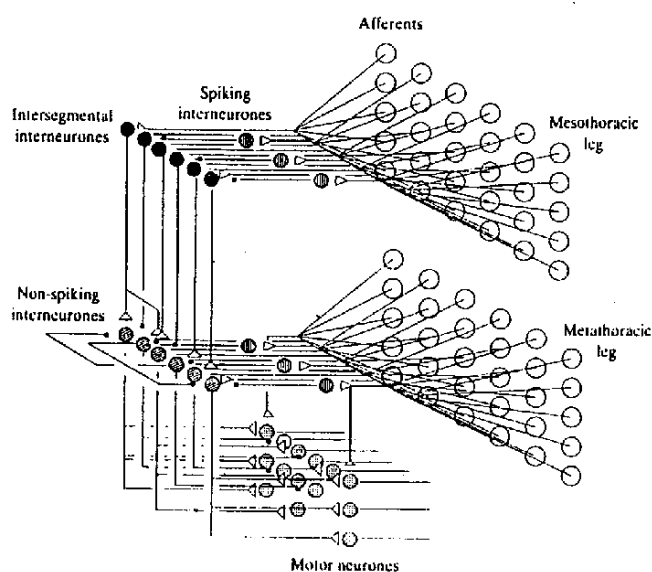


図2.27: バッタ神経節の局在性スパイキングニューロンとノンスパイキングニューロンを含む中、後神経節の感覚毛から運動ニューロンまでの神経回路。

(b) 混在配置

昆虫、クロコオロギの腹部神経節、甲殻類、ザリガニの腹部神経節では、ノンスパイキングニューロンの位置はもう少し限定されていない。ザリガニではほとんどすべてのノンスパイキングニューロンが感覚一次ニューロンと直接接続され、後感覚ニューロンとして動作していると考えられる。また、同時に運動ニューロンにも接続を持ち、前運動ニューロンとしても動作している。すなわちバッタのようなスパイキングニューロンとノンスパイキングニューロンの複層構造はないように見える。コオロギではノンスパイキングニューロンは少なく、数個～十数個のノンスパイキングニューロンが後感覚性ニューロンとして、尾角上の感覚毛と接続され、さらに巨大神経細胞群へと出力しているとされている。巨大神経群は、尾角によって感知される捕食者の起こす空気の動きをきっかけに速やかな逃避行動を起こす神経回路の主要な要素を形成している[17]。これらの動物にも局在性のスパイキングニューロンも見受けられる。ザリガニで明らかにされたところでは、スパイキングニューロンは神経節の片側の感覚一次ニューロン終末から情報を受取、反対側のノンスパイキングニューロンと、一部の運動ニューロンにこれを伝達するものがあることが証明されている。

② 複数回路要素としてのノンスパイキングニューロン

ノンスパイキングニューロンはその性質として、分枝上のシナプス電位によってのみシナプス活動を行なうため、もし、1つの前シナプス細胞からのシナプス接続が分枝上の一部に限られているときには、かなり限られた範囲内にある出力シナプスだけが稼働することになる。1つの分枝上の活動は、たとえ隣接していても、他の分枝上で起こるシナプス活動にはほとんど影響を与えないとすることができる。すなわち、各分枝、あるいは分枝の一部は、それぞれ半ば以上独立に動作する機能単位と見なすことができる。1つのノンスパイキングニューロンは、機能上、多数のニューロンとして動作する。このことを直接証明した解析はいまのところ存在しないが、モデル計算、電子顕微鏡によるシナプス分布の知見からほぼ間違いがないと考えられる。しかし、ノンスパイキングニューロンを単純に多数の機能単位と見なすだけでは、おそらく、正確ではないと考えられる。各分枝上のシナプス活動は、たとえば大きな減衰を受け、また時間的にも大きく遅れてもやはり、分枝間に拡散し、相互に影響し合うことを予想できるからである。すなわち、一個の細胞でありながら、多数の回路に介在し、並列回路を形成すると同時に、これらの回路間の相互作用の場としても機能するものと考えなければならない。

③ アナログ情報伝達要素としてのノンスパイキングニューロン

ノンスパイキングニューロンの持つ入力シナプスは、前シナプス細胞として、スパイキングとノンスパイキングニューロンの両方があり得る。たとえば、バッタのノンスパイキングニューロンは、感覚ニューロンとノンスパイキングニューロンの相互接続の両方の入力を主として受けているが、前者はスパイキングニューロンとしてその活動電位発生に同期した明白なシナプス入力をもたらし、ノンスパイキングニューロンからの細胞内記録でも個別の後シナプス電位として観察される。一方、ノンスパイキングニューロン相互のシナプス活動は、このような明白な個別のシナプス電位としては認められない。

ザリガニのノンスパイキングニューロンと運動ニューロンの接続を解析した結果を要約すると：

a) ノンスパイキングニューロンと運動ニューロンの接続は、通常接続の興奮型に相当するものより正確には、ノンインバーティング接続 (Non-inverting Connection) と呼ぶべきものと、抑制性接続に相応するインバーティング接続 (Inverting Connection) のいずれかとして見られること。すなわち、前シナプス細胞であるノンスパイキングニューロンの脱分極は運動ニューロンの脱分極を起こすものと、逆に過分極を引き起こすものがある。

b) 白色雑音注入によりウィーナ一次核を求める方法で検討した結果、インバーティング接続のものの中に、最もシナプスディレイの少ない、すなわち単シナプス接続とみられるものがあり、ノンインバーティングのものは、少なくとも複数のシナプスが介在するものとみられる。

c) ノンスパイキングニューロンの膜電位変化は基本的には過分極、脱分極のどちら向きでも、特定の後シナプス運動ニューロンの活動に影響を与える。もちろんその影響は、ニューロン間接続が、興奮型、抑制型のいずれに属するかによって、極性が変わり、さらに、同一接続でも静止電位からどちら向きに変化するかによって極性が変わる。しかし、ノンスパイキングニューロンの中には、脱分極、あるいは過分極のいずれかの方向への膜電位変化のみによって運動ニューロンに影響を持つもの、また一方向への膜電位変化の影響のみが顕著なものが認められる。

などである。

(3) まとめにかえて (ノンスパイキング情報伝達の利点)

後シナプス細胞、すなわち Follower Cells の活動を連続的に調節するのに、スパイク変換信号 (Pulse Coded Analog Signal) を経て行うのに比べて、ノンスパイキング情報伝達 (Direct Analog Communication) で行う方が有利であることは、ただちに理解できる。また感覚情報から運動情報への変換過程には非線形処理過程が必要である。Pulse Coded Analog のみでは、このような変換には不応、もしくは不十分であり、むしろノンスパイキングニューロンによる無段階のアナログ連続調節の方が適切である。

また、生物学的にみてノンスパイキングニューロンの 2 番目の利点は、神経系の活動レベルを長時間にわたって内分泌的に調節するのに適切な回路要素となり得ることである。神経伝達物質、あるいは神経修飾物質の作用で膜電位が変化したとき、後シナプス細胞の活動レベルはこれにともなって変化する。この点については、これまで、実際の解析は行われていないため、単に可能性が指摘できるに過ぎない。

ノンスパイキングニューロンが 1 つの細胞でありながら、各分枝、さらにその一部がそれぞれ、独立の回路要素として動作することは、ノンスパイキングニューロンに 2 つの機能を同時に持たせていることになる。1 つは、無脊椎動物中枢の少数のニューロンが機能的には、多数の神経回路を構成することを可能にしていることであり、さらにもう 1 つは、各部分が半ば独立とはいいながら 1 つの細胞として働く、すなわち、各部分の入力、出力は決して完全に独立したものとしてではなく、相互にある程度の影響を授受しながら動作することである。このことは、動物の体に生ずるどのような感覚、運動も、それ以外の感覚、運動系がどのような状況にあるか、あるいは過去にどうであったかに完全に無関係ではなく、相互に関連して動作することが通常であることを考えると、重要な意味を持つ。

いわゆる、モチベーションや、あるいは、学習の結果としての特定の行動、運動の生起確率が変化するという、一般現象に関連している可能性が指摘できる。

最後に、ノンスパイキングニューロンによる情報伝達の利点の最大のものは、この方法によれば、連続して送られるパルス間隔の検出を待ってはじめて情報量が定まるパルスコードの利用と違って、即座にしかも正確に伝えることができる点にある。パルスコードの利用は、長い距離にわたって情報を伝える必要のあるとき、ノンスパイキング情報伝達に不可避の信号減衰と、それにとまなう信号雑音比の劣化を克服することと、パルスコード化による不利益との損益分岐の結果、進化的に選択されたものと考えることができる。したがって、神経系の基本的な情報伝達様式は、まず、ノンスパイキング情報伝達として形成され、スパイキングシステムは、感覚系と運動系の間の空間距離が、動物体の大型化にともなってノンスパイキング伝達では不可能になったとき出現したものと考えることができる。したがって、神経系はそれが可能である限りノンスパイキング情報伝達によって情報処理を行うのが、本来の姿であると推論することができる。

ノンスパイキング情報伝達は、古典的な神経回路にこだわるわれわれのイメージをはるかに越える範囲で神経系の中で利用されている可能性を無視してはならないだろう。実際に、哺乳類の中樞ニューロンでも樹上突起上の出力シナプスの存在が確認されている。スパイキングニューロンでも、同時にノンスパイキング情報伝達が行われ、局所的な複数の回路が存在することが明白になるだろう。

ディジタル処理に依存する現在のコンピュータにより生物に近い機能を付与し、さらに生物を越える能力を付与するのに、アナログ処理を重畳させる適切な方法の発見が必要かも知れない。

[参考文献]

- [1] Roberts, A. and Bush, B. M. H.: Neurons without impulses, Cambridge Univ. Press, Cambridge, (1981).
- [2] Tomita, T.: Light-induced potential and resistance changes in vertebrate photoreceptors: Handbook of sensory physiology, Springer Verlag, Berlin, '72, VII/2, pp.483-511.
- [3] Burrows, M. and Siegler, M. V. S.: Transmission without spikes between locust interneurons and motoneurons, Nature (London) Vol.262, pp.222-224 (1976).
- [4] Takahata, M., Nagayama, T. and Hisada, M.: Physiological and morphological characteristics of anaxonic non-spiking interneurons in the crayfish motor control system, Brain Res. Vol.226, pp.309-314 (1981).
- [5] 久田光彦: スパイクを出さないニューロン, Clinical Neuroscience, Vol.3, No.10, pp.6-7 (1985).
- [6] Fisher, S. K. and Boycott, B. B.: Synaptic connexions made by horizontal cells within the outer plexiform layer of the retina of the cat and rabbit, Proc. R. Soc. Lond. Series B, Vol.186, pp.317-331 (1974).

- [7] Reichert, H. et al.: Local interneurons in the terminal ganglion of the crayfish, *J. Comp. Physiol. A*, Vol.149, pp.145-162 (1982).
- [8] Siegler, M. V. S. and Burrows, M.: The morphology of local non-spiking interneurons in the metathoracic ganglion of the locust, *J. Comp. Neurol.*, Vol.183, pp.121-148 (1979).
- [9] Kondoh, Y. and Hisada, M.: Neuroanatomy of the terminal (sixth abdominal) ganglion of the crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard), *Cell Tissue Res.*, Vol.243, pp.273-288 (1986).
- [10] Kondoh, Y. and Hisada, M.: Regional specialization in synaptic input and output in an identified local nonspiking interneuron of the crayfish revealed by light and electron microscopy, *J. Comp. Neurol.*, Vol.251, pp.334-348 (1986).
- [11] Hisada, M.: The paraneuronal nature of neurons: Nonspiking communication in the crayfish central nervous system, *Arch. Histol. Cytol.*, Vol.52(Suppl), pp.139-146 (1989).
- [12] Hisada, M., Takahata, M. and Nagayama, T.: Local nonspiking interneurons in the arthropod motor control systems: Characterization and their functional significance, *Zool. Sci.*, Vol.1, pp.681-700 (1984).
- [13] Simmers, A. J.: Non-spiking interactions in crustacean rhythmic motor systems, In "Neurons without impulses", edit. by Roberts, A. and Bush, B. M. H. '81, pp.177-198.
- [14] Nagayama, T., Takahata, M. and Hisada, M.: Local spikeless interaction of motoneuron dendrites in the crayfish, *Procambarus clarkii* Girard, *J. Comp. Physiol. A*, Vol.152, pp.335-345 (1983).
- [15] Rall, W.: Functional aspects of neuronal geometry, In "Neurons without impulses", edit. by Roberts, A. and Bush, B. M. H. '81, pp.223-254.
- [16] Burrows, M. and Laurent, G.: Reflex circuits and the control of movement, In "The Computing Neuron" edit. by Durbin, R., Miall, C. and Mitchison, G. '89, Addison-Wesley, pp.244-261.
- [17] 馬場欣也, 広田潔憲, 山口恒夫: フタホシコオロギ最終腹部神経節におけるノンスパイキング・ニューロンの形態と風応答性, *動物生理*, Vol.10, p.116 (1987).

2.2.2 新しい神経モデルの必要性について

情報処理技術はAI的アプローチ(記号処理)とニューラル・コンピューティング的アプローチ(興奮パターン処理)の両方が相まって新情報処理技術が発展するものと思われる。ニューラル・コンピューティング的アプローチは現在神経回路網のモデルとしてパーセプトロン、アソシエートロン、ボルツマン・マシン、バックプロパゲーション、コグニトロン等、それぞれ独特な思想にもとづいて種々のモデルが提案され機能がコンピュータ・

シミュレーションやハードウェアで実証されつつある。また、今後も新しい神経回路網のモデルが提案されると期待される。しかしこれらの共通の基礎理論が確立されたとは言いがたい。近い将来これら神経回路網のモデルの機能的限界を理論的に指摘される可能性は十分にある。その際神経細胞のモデルに起因して神経回路網の機能的限界が指摘される可能性がある。このため神経細胞自身のモデルの研究に対する期待がある。

さて新しいニューロンモデルでどのようなことが期待されるかを考えてみる。

(1) ニューロンの状態を連続量として取り扱い、また時間的に連続変化できるモデル

たとえばセンサからの入力信号は、通常不鮮明である。それはセンサが信号を受け取る環境やセンサそのものからの特性によるノイズのためである。したがってセンサはこの不確定性を反映するような連続的な信号を発信するものと考えなくてはならない。したがって情報処理のプロセッシング・ユニットとしては、“あいまい”情報を処理でき、アナログ信号を処理できるようなものでなくてはならない。このようにすることによって神経回路網全体の一貫性が保てる。したがって回路網構造としては、このような機能が結合された時間的に連続変化するアナログ信号の処理もできるものとなる。連続状態空間で働くプロセッシング・ユニットの2つの例がある。その1つはKohonenの“Feature map”であり[1]、他はHakenの“mode competition”神経回路網である[2]。

また離散的時間でなく連続的時間で動作するプロセッシング・ユニットはダイナミックスからも要求される。時間を離散的に取り扱うと、ダイナミカル・システムは、通常安定性を失う[3]。

連続時間で動作するようなプロセッシング・ユニットは、急激な変化に、滑らかに応答するためにも必要である。

(2) 非線形性ニューロン・モデル

非線形ニューロン・モデルは単に sigmoid 非線形性に限るべきではない。

この自然界には種々の非線形現象が観察され、この方面の研究が盛んである。しかしすべての科学で特定の非線形だけに限定して研究は行われていない。ニューロンの非線形性を研究するのも同じで、むしろ種々の種類の非線形性をうまく取り込むべきである。なんといっても、複雑な (Complex) 情報処理に必要な複雑な動作を実行するには、非線形性をニューロン・モデルに取り込むことが必要である。

sigmoid 型線形性以外の非線形性のうち特に注目すべき研究成果としては：

1. 多項形式 たとえば パターン認識の際のモード競合[2]
2. 指数関数形式 たとえば radial basis 関数[4]
3. 振動形 たとえば 振動子で構成される回路網[5, 6]
4. Σ - Π プロセッシング・ユニット ニューロンへの入力に単に荷重加算 $\sum w_{ij}a_i$ でなく $\sum w_{ij}\Pi(a_1a_2\cdots a_k)$ [7, 8]

ここで、これらの非線形性はニューロン1個で実現されるものの他、数個のニューロンの集合で実現されるものも含めた。

時間的ダイナミックスを取り入れるのは種々試みられている。

1. 時間的に変動する荷重 たとえば [9]
2. 時間的に回帰的なニューロンの状態 たとえば 振動子的モデル[10, 5, 11]
3. カオス的時間依存性のあるニューロン たとえば [12, 13]
4. 埋め込まれた短期記憶を有するニューロン たとえば [7, 14]
5. Hodgkin-Huxley [15]

これからも非線形の他の新しいニューロンが研究されると思われるが、ここ当分は、特定の機能を実現することを目差してモデルが提案されるべきである。しかし将来、種々のモデルが統合され、一般性のあるモデルができると期待される。

(3) 不安定性

われわれの脳は部分情報から連想によって情報を再構築する能力を持っている。このことは、うまく工夫された神経回路網の不安定性にもとづいて、情報処理の極く初期段階でプロセスが進行していると考えられている（必ずしも連想が成功するとは限らないが）。

研究目標が認知できるニューラル・ネットワークとすれば、脳の情報再構築能力に到達すべく、この神経回路網の不安定性に注目すべきである。そのためには、人間の間違った連想を心理学的・生理学的に研究し、また非線形力学の方面から、このニューラル・ネットワークの不安定性を明確化する必要がある。

[参考文献]

- [1] Kohonen, T.: Self-organization formation of topologically correct feature maps, Biol. Cyb. 43, p. 59 (1982).
- [2] Haken, H.: Nonequilibrium Phase Transitions in pattern Recognition and Associative Memory, Z. Physik B70, p. 121 (1988).
- [3] Mead, C.: Silicon Models of Neural Computation, Proc. ICNN, San Diego 1987, Caudill, M., Butler, C. (Eds), p. 1-91.
- [4] Nowlan, S. J.: Maximum Likelihood Competitive Learning, Proc NIPS, Denver, 1989, Touretzky, D. (Eds), Morgan Kaufman, (1990).
- [5] Baldi, P. et al.: Computing with arrays of coupled oscillators, Proc INNC, Paris 1990, Kluwer, (1990).
- [6] Kuramoto, Y.: Collective Synchronization of Pulse-Coupled Oscillators and Excitable Units, Submitted to Physica D.
- [7] Felman, j. and Ballard, D.: Connectionist Models and their properties Cognitive Science 6, p. 205 (1982).
- [8] Rumelhart, D. and McClelland, J.: Parallel Distributed Processing, MIT Press, Cambridge, (1986).
- [9] von Seelen, W. et al.: Characteristics of neuronal systems in the visual cortex, Biol Cyb 56, p. 37 (1987).

- [10] Wang, D. and Arbib, M. :Complex Temporal Sequence Learning based on Short-term Memory, Proc IEEE 78, p.1536 (1990).
- [11] Banzhaf, W. et al. :Training of a time-domain task in neural networks with Genetic Algorithms, in preparation.
- [12] Yong, Yao and Freeman, W. J. :Model of Biological Pattern Recognition with Spatially Chaotic Dynamics, Neural Networks 3, p.153 (1990).
- [13] Kaneko, K. :Clustering, Coding, Switching, Hierarchical Ordering and Control in a Network of Chaotic Elements, Physica D41, p.137 (1990).
- [14] Ishii, T. et al. :Stability and Instability of an asynchronously update network with embedded limit cycles, Proc. 1990 annual meeting of JNNS, Tamagawa University, Tokyo, p.35.
- [15] Hodgkin, A and Huxley, A. :A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in never, J. Physiol. (Lond.)117, P.500 (1952).

第 3 章

学習自己組織化に関する調査

第3章 学習自己組織化に関する調査

3.1 神経系の可塑性の分子・細胞レベルの研究課題

3.1.1 シナプス安定化のメカニズム

シナプス結合のいわゆる安定化のメカニズムはほとんど解明が進んでいないが、ここでは最近明らかにされつつあるシナプス結合の安定化とLTPとの関係についてまとめてみたい。

カエルでは網膜の神経節細胞の神経線維は全て交差して反対側の視蓋に投射しているが、オタマジャクシの時期に新たに（第3番目の）目を移植してやると、移植眼網膜神経細胞からの神経終末と、元来オタマジャクシが有していた眼からの線維の両方が視蓋に投射する。しかし両者は入り交じらずに分離し、斑に分布するようになる[1]。ところがテトロドトキシン(TTX)を用いて視神経の活動を抑えると、それぞれの眼からの神経終末が視蓋で重なりあって分布するようになる。また、TTXを与えた場合と、そうでない場合とで終末を比較すると、TTXを与えたほうが、終末の広がりが大きくなるといわれている[1]。ClineらはNMDAレセプターの阻害剤であり、海馬ではLTPの発現を抑えることがよく知られている。APVを視蓋に2.5～4週間にわたって連続的に投与した場合にも、元来視蓋に形成されるはずであった斑状の投射線維の分布が均一なものに近づくことを見いだした[2]。さらに彼らはAPVで処置をしたオタマジャクシの視蓋にHRP(horseradish peroxidase)を注入することによって網膜の神経節細胞を逆行性にラベルした。元来網膜から視蓋への投射には整然としたトポグラフィー(retinotopy)が存在するが、このような処置をした動物では正常では見られないような網膜上の位置に神経節細胞がラベルされた[3]。またHRPの順行輸送を用いて終末のarbor(軸索が複雑に分枝して繁みのような構造をしたもの)の大きさを測定したところ、APVを投与したものではそのサイズの現象が見られ、単位体積当たりの分枝数も減少していたという。

一方、Udinらはアフリカツメガエルの狭核(nucleus isthmus)から視蓋への投射のトポグラフィーがやはりAPVによって乱されることを報告している[7]。アフリカツメガエルでは網膜からの投射は対側の視蓋を経由して狭核に至るが、狭核の細胞はその反対側の視蓋に投射する。狭核から視蓋への投射にも網膜-視蓋投射同様トポグラフィーが存在し、正常な動物では両眼の同じ視野からの光入力視蓋で重なり合い、これによって視蓋の細胞は両眼からの入力を得ている。ところが幼弱期(変態直後)に視蓋にAPVを投与し続けると、網膜-視蓋投射のトポグラフィーと狭核-視蓋投射のトポグラフィーが一致しなくなるという。これらの結果は、発達にともなう軸索の分枝の状態や投射のパターンの変化(安定化)が、後シナプス細胞との間でLTPが起こるか否かに関係している可能性を示唆している[4]。

もしこの考えが正しければ、神経結合の変化の著しい神経回路形成期にはLTPの発現が見られるはずである。事実、Schmidtによるとキンギョの網膜-視蓋投射ではLTPの発現が見られるようである[5]。キンギョでは視神経を切断しても再生が起こり、視蓋の再支配が起こるが、ちょうど再支配が起こる坐減後20～40日目に視神経を刺激すると視蓋

で細胞外電場電位のLTPが観察されるという[5]。このLTPは数ヵ月にわたって持続し、APVによって発現が阻害された。また再生中の網膜-視蓋投射は神経回路形成期と同様に散漫な投射から局所的な投射への変化、いわゆるfine tuning が起こることが知られているが、LTPが最も顕著な坐減後20~40日はfine tuningが進行する時期でもある。そこで再生中にAPVを投与した後に視蓋で細胞外ユニット活動を記録することによって網膜からの投射パターンを調べたところ、fine tuning の進行が抑えられたことを示す証拠が得られたという。以上の結果は、NMDAレセプターの活性化によってLTPが起こり、その結果軸索終末の変化が起こるという考えを支持している。

fine tuning の進行にともなうシナプスの安定化によって個々の軸索終末にどのような変化が生ずるかについては今ところ十分な知見が得られていない。最近筆者らがネコの大脳-赤核投射について行った研究によると、生後発達にともなって大脳-赤核投射には次第にトポグラフィが形成されてくるが、このとき軸索には著しい分枝の増加が起こり、まさに発芽と呼ぶにふさわしい現象が観察された[6]。おそらくシナプスの安定化というプロセスには発芽が重要な役割を果たしているのであろう。発芽にともなう軸索の分枝の増加はマウスの網膜-視蓋投射やネコの網膜-外側膝状体投射においても観察されている。

LTPはネコやラットの視皮質でも起こることが報告されているが[8,9]、やはりAPVの投与によってLTPの発生が阻害される[8,10]。Komatsu らによると、ネコではLTPが起こりやすいのは視覚反応性の感受性期にほぼ一致しているという。またこの時期にAPVなどのNMDAレセプターの阻害剤を投与すると眼優位性や視皮質細胞の方向選択性が変化する[11,12]。発達過程では眼優位性の変化にともなって外側膝状体から視皮質へ投射するニューロンの軸索の形態が変化することが知られているが、今のところAPVの投与が軸索の形態変化をもたらすとの直接の証拠は得られていない。しかし、外側膝状体から視皮質への投射線維は主にIV層に終わるが、この付近のニューロン光応答のうちNMDA感受性のある時期は外側膝状体-視皮質投射の乖離の起こる時期と一致するようである[13]。このことは間接的ながら、ネコの外側膝状体-視皮質投射においても、魚類、両性類の網膜-視蓋投射と同様なNMDAレセプターの活性化→LTP→シナプスの安定化というメカニズムが働いている可能性が示唆されている。

[参考文献]

- [1] Reh, T. A. and Constantine-Paton, M.: Eye-specific segregation requires neural activity in three-eyes *Rana pipiens*. *J. Neurosci.*, Vol. 5, pp. 1132-1143 (1985).
- [2] Cline, H. T., Debski, E. and Constantine-Paton, M.: N-Methyl-D-aspartate receptor antagonist desegregates eye-specific stripes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, Vol. 84, pp. 4342-4345 (1987).
- [3] Cline, H. T. and Constantine-Paton, M.: NMDA receptor antagonists disrupt the retinotectal topographic map. *Neuron*, Vol. 13, pp. 413-426 (1989).
- [4] Cline, H. T. and Constantine-Paton, M.: NMDA receptor agonist and antagonists alter retinal ganglion cell arbor structure in the developing frog

- retinotectal projection. J. Neurosci., Vol. 10, pp. 1197-1216 (1990).
- [5] Schmidt, J. T. : Long-term potentiation and activity-dependent retinotopic sharpening in the regenerating retinotectal projection of goldfish: common sensitive period and sensitivity to NMDA blockers. J. Neurosci., Vol. 10 pp. 233-246 (1990).
 - [6] Higashi, S., Yamazaki, M. and Murakami, F. : Postnatal development of crossed and uncrossed corticorubral projections in kitten: a PHA-L study. J. comp. Neural., Vol. 299, pp. 312-326 (1990).
 - [7] Scherer, W. J. and Udin, S. B. : N-Methyl-D-aspartate antagonists prevent interaction of binocular maps in *Xenopus* tectum. J. Neurosci., Vol. 9 pp. 3837-3843 (1989).
 - [8] Artola, A. and Singer, W. : Long-term potentiation and NMDA receptors in rat visual cortex. Nature, Vol. 330, pp. 649-652 (1987).
 - [9] Komatsu, Y., Fujii, K., Maeda, J., Sakaguchi, H. and Toyama, K. : Long-term potentiation of synaptic transmission in kitten visual cortex. J. Neurophysiol., Vol. 59, pp. 124-141 (1988).
 - [10] Kimura, F., Nishigori, A., Shirokawa, T. and Tsumoto, T. : Long-term potentiation and N-methyl-D-aspartate receptors in the visual cortex of young rats. J. Physiol., Vol. 414, pp. 125-144 (1989).
 - [11] Rauschecker, J. P. and Hahn, S. : Ketamine-xylazine anaesthesia blocks consolidation of ocular dominance changes in kitten visual cortex. Nature, Vol. 326, pp. 183-185 (1987).
 - [12] Bear, M. F., Kleinschmidt, A. G. and Singer, W. : Disruption of experience-dependent synaptic modifications in striate cortex by infusion of an NMDA receptor antagonist. J. Neurosci., Vol. 10, pp. 909-925 (1990).
 - [13] Fox, K., Sato, H. and Daw, N. : The location and function of NMDA receptors in cat and kitten visual cortex. J. Neurosci., Vol. 9, pp. 2443-2454 (1989).

3.1.2 シナプス可塑性の分子機構

脳の学習アルゴリズムは脳の神経回路とシナプス可塑性の基盤の上に構築されている[1, 2]。そこで、まずシナプス可塑性の動作様式およびその分子機構の解明が脳の学習アルゴリズムの理解に必須である。シナプス可塑性の動作様式としてHebb型可塑性シナプスが一般的に仮定される。シナプス可塑性の分子機構の研究に海馬[3]や大脳視覚一次野でのシナプス伝達効率の長期増強現象を示すシナプスが多く対象とされ、近年多くのことが解明されつつある。現在までのところ、シナプス後膜部のNMDA型グルタミン酸受容体が脱分極によって活性化され、これによって引き起こされる Ca^{2+} 流入とこれに伴う細胞内 Ca^{2+} をトリガーとする諸種の生化学反応過程[4]があって、その後シナプス前膜部よりのグルタミン酸放出量の増大として[5]、伝達効率の増強が表現される(図3.1)、と

理解されている。シナプス可塑性が、グルタミン酸を伝達物質とする興奮性シナプスのみならず抑制性シナプスにも存在するのではないかと、この実験的証拠も最近得られつつある。シナプス可塑性は伝達効率変化による機能的学習性だけでなく発芽に伴う形態的变化による可変性[6] も重要である。

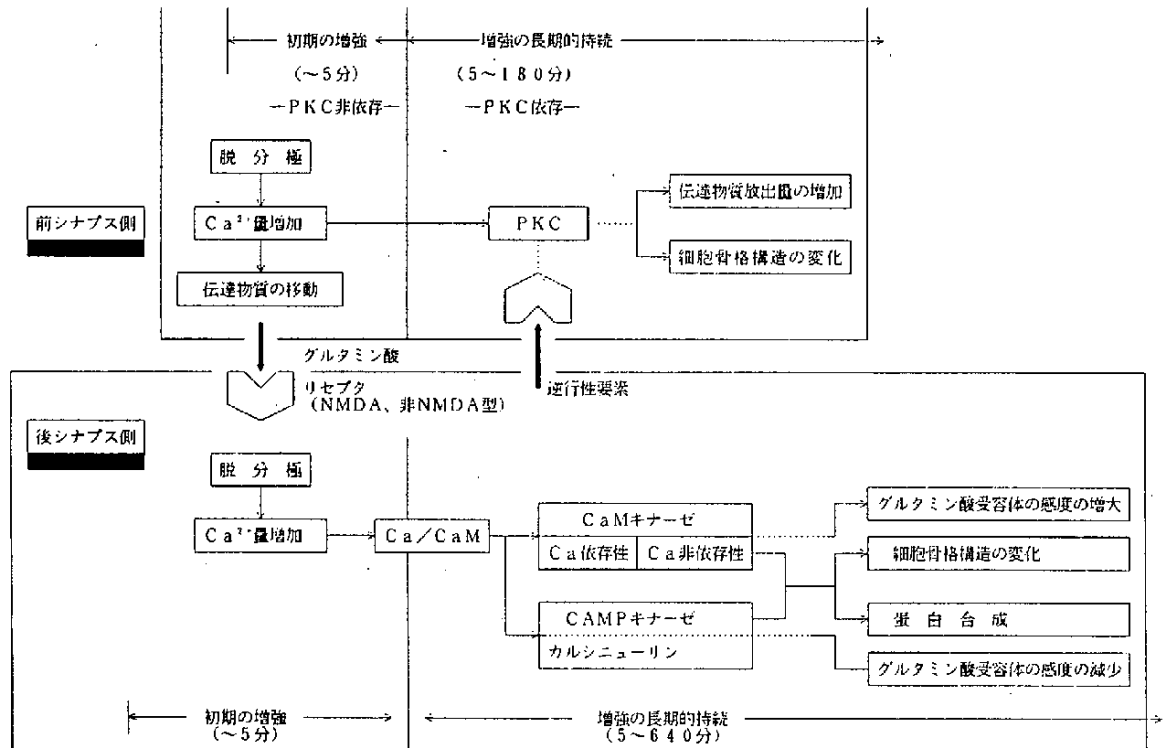


図3.1: シナプス可塑性とその分子機構、脱分極に伴う Ca^{2+} 量の増加は100 ミリ秒間で、その後急速に減少することが知られている[17]。したがって、初期の増強の5分はCa依存性酵素の活性化によって引き起こされた増強が持続させられている期間と考えるべきかも知れない。

神経回路の可塑性(学習性・自己組織性)に長期抑圧型シナプスの存在の重要性が指摘されてきた(たとえば、[7])。実験研究として最も良く研究されているのが小脳における苔状繊維とプルキンエ細胞との間での長期抑圧現象である[8, 9]が、海馬の異シナプス性抑圧[10]、視覚野の交叉性抑圧[11]なども知られていた。最近、海馬CA1野およびCA3野において連合性シナプス長期抑圧が広義Hebb則に従って起こることが報告され[12, 13]、また発達脳視覚野では一定の条件下で長期増強が抑圧に変化することが見いだされた[14, 15]。これらは条件刺激の与え方、 Ca^{2+} などの環境によってシナプス可塑性のモードの切り替えが起こることを示す。モードの切り替えにシナプス後膜部の Ca^{2+} 濃度及び Ca^{2+} によって制御される蛋白質磷酸化酵素または細胞または細胞骨格などの関与が示唆される[2, 14, 16, 17]。すなわち、神経回路可塑性の動作様式は極めて複雑であり、この研究にはシナプス可塑性の分子レベルからの解明研究とともに回路の神経活動の空間・時間パターンの解析が必須である[18]。

[参考文献]

- [1] 津本忠治: 大脳皮質視覚野の発達と可塑性, 神経精神薬理 11: p.497-522 (1989a).
- [2] 津本忠治: 大脳視覚野の可塑性, 生体の科学 40: p.232-241 (1989).
- [3] Zola-Morgan, S., Squire, L.R., Amaral, D.G.: Human amnesia and the medial temporal region: Enduring memory impairment following a bilateral lesion limited to field CA1 of the hippocampus, J. Neurosci. 6: p.2950-2967 (1986).
- [4] Lisman, J.: A mechanism for the Hebb and the anti-Hebb processes underlying learning and memory, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 86: p.9574-9578 (1989).
- [5] Malinow, R., Tsien, R.W.: Presynaptic enhancement shown by whole-cell recordings of long-term potentiation in hippocampal slices, Nature 346: p.177-180 (1990).
- [6] Murakami, F., Higashi, S., Katsumaru, H., Oda, Y.: Formation of new corticorubral synapses as a mechanism for classical conditioning in the cat, Brain Research 437: p.379-382 (1987).
- [7] Sejnowski, T.J.: J. Math. Biol. 4: p.303-321 (1977).
- [8] Ito, M.: The cerebellum and neural control, Raven Press, New York, (1984).
- [9] Ito, M.: Long-term depression: Possible cellular mechanism for learning mediated by the cerebellum, in, Byrne, J.H., Berry, W.O. (eds): Neural models of plasticity. Experimental and theoretical approaches. p.178-186. Academic Press, San Diego, New York, Berkeley, Boston, London, Sydney, Tokyo, (1989).
- [10] Lynch, G., Dunwiddie, T., Gribkoff, V.: Nature 266: p.37-39 (1977).
- [11] Tsumoto, T., Suda, K.: Brain Res. 168: p.190-194 (1979).
- [12] Stanton, P.K., Sejnowski, T.J.: Associative long-term depression in the hippocampus induced by hebbian covariance, Nature 339: p.215-218 (1989).
- [13] Chattarji, S., Stanton, P.K., Sejnowski, T.J.: Commissural synapses, but not mossy fiber synapses, in hippocampal field CA3 exhibit associative long-term potentiation and associative long-term depression, Brain Res. 495: p.145-150 (1989).
- [14] Kimura, F., Tsumoto, T., Nishigori, A., Yoshimura, Y.: Long-term depression but not potentiation is induced in Ca^{2+} -chelated visual cortex neurons, Neuro Report (in press).
- [15] Artola, A., Shrocher, S., Singer, W.: Different voltage-dependent thresholds for inducing long-term depression and long-term potentiation in slices of rat visual cortex, Nature (in press).
- [16] Tsumoto, T., Kimura, F., Hagihara, K., Sato, H., Sobue, K.: A role of NMDA receptors and membrane-associated, Ca^{2+} /calmodulin-binding proteins in synaptic plasticity in the developing visual cortex, Biomed. Res. 9-suppl. 2: p.43-52 (1988).
- [17] Regehr, W.G., Connor, J.A., Tank, D.W.: Optical imaging of calcium accumulation

- in hippocampal pyramidal cells during synaptic activation, *Nature* 341: p.533-536 (1989).
- [18] Matsumoto, G.: Neurocomputing-Neurons as microcomputers, *Puture Generations Computer Systems* 4: p.39-51 (1988).

3.2 大脳皮質の学習機構

(1) シナプス可塑性

① Hebbian rule

認知の機能は大脳皮質の最も重要な働きの1つであるが、この働きが生まれつき備わっているのではなく、後天的に学習されることがヒトについての臨床観察や動物実験で明らかにされている。認知の学習機構の研究は視覚系で最も良く研究されている。Hebbは視覚認知の機能は大脳皮質視覚野の神経細胞が反応選択性（特定の視覚刺激にのみ反応する性質）をもつことから生まれると考え、視覚野の神経細胞が反応選択性を獲得することにより視覚機能が学習されると想定した。さらに反応選択性学習のための機構としてHebbのシナプス（シナプス前後の神経細胞が同時に活動したときにシナプスの結合が強化される）を提案した(Hebb, 1949)。Hebbの学習説に対してはHubel & Wieselら(1949)の反論あったが（先天説）、Blakemoreら(Blakemore & Cooper, 1970)の研究などにより現在ではほぼHebbの学習説が大筋として正しいことが認められている。しかしながら、この学習は自由に行われるのではなく、学習が効果的に行われることを保証するために、神経回路の自己組織化に対してさまざまな制御が加えられていることが示されている。

② Covariance rule

Hebbのシナプスではシナプス結合が強化される方向にのみ変化すると想定されているが、最近の研究により視覚野細胞のシナプス結合がシナプス前後の神経細胞の活動のcovarianceにもとづいて強化あるいは消去の両方向に変化することが示されている。

図3.2に示す細胞はもともと左目の刺激に対して強く反応し、右目の刺激にはほとんど反応しない。しかしながら、左目を刺激するときには、過分極電流を流して細胞の反応抑制し、一方、右目を刺激するときには、脱分極電流を流して、反応を促進する。この操作を数分十回繰り返すと、左目に対する反応は弱まり、逆に右目に対する反応は強められて、細胞は右目と左目にほぼ同じように反応するようになる。このことは同一のシナプス前活動があった場合でも、シナプス後活動をなんらかの方法で促進したときには、シナプス結合は強化され、逆にシナプス後活動が抑制されたときにはたとえ前シナプス活動が促進されている場合でもシナプス結合は弱められることを示している。

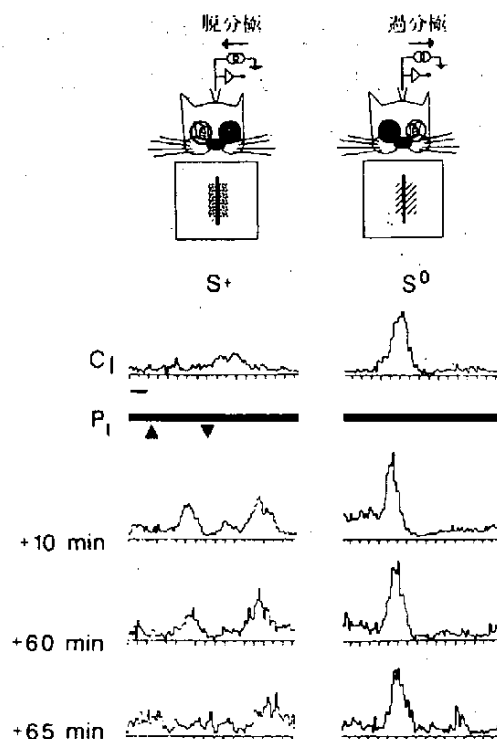


図3.2: 前シナプス活動と後シナプス活動によるシナプス伝達の可塑的变化[3]

A) 実験法を示す模式図。B) 視覚野細胞の眼優位性に対する通電効果。S⁺, 左目に運動刺激を加え, 脱分極通電(5nA)により後シナプス活動を強化した場合。S⁰, 左目を刺激し, 過分極通電(5nA)により後シナプス活動を弱めた場合。左目に対する反応が強化され, 右目に対する反応が弱まる効果が長時間にわたり持続することに注意。

この考え方に一致して、抑制性伝達物質(GABA)のagonistであるMuscimolを注入して視覚野細胞の活動を抑制すると片眼盲の眼優位性に対する効果が逆転することも示されている。一側の視覚野にMuscimolを注入し、片眼盲実験を行うと、対照側(Muscimolを注入しなかった側)の視覚野では眼優位性は遮閉眼から正常眼に移動するのに、実験側の視覚野では反対に眼優位性は正常眼から遮閉眼に移動する。この実験結果もまたシナプス結合がシナプスの前と後の細胞の活動のcovarianceにもとづいて変化すると考えれば説明できる。これらの研究により、仔ネコの視覚野細胞がHebbのシナプス視覚体験を学習して反応選択性を獲得する能力を備えていることがほぼ確立された。

(2) 学習の制御機構

① 先生細胞と生徒細胞

しかしながら、もし反応選択性が学習されたものであるとすれば、どのようにして成ネコの視覚野の規則的な機能構築は獲得されるのであろうか。このような疑問に答えるためには、学習にともなう神経回路の自己組織化の過程をシナプス結合の変化としてとらえることが重要である。筆者らは視覚野神経回路の自己組織化の過程を切片標本でとらえることを試みている。視覚野の白質(視覚野への入力経路)を電気パルスで刺激すると、視覚

野細胞が興奮し、視覚野に微小電極(m)により数mVの電場電位が観測される。電場電位について電流源密度解析を行えば、神経回路の自己組織化の際に生じるシナプス結合の可塑的变化をシナプス電流の変化としてとらえることができる。

視覚野の表面から白質に向い100 μm ごとに観測される電場電位 (図3.3 Bの $V(n)$) は深さにしたがって緩やかに変化している。しかしながら、その2次微分としてえられるシナプス電流には鋭い変化が見られる)。第1段目(単シナプス性)のシナプス(外側膝状体-皮質細胞間のシナプス)活動を表す短い潜時のシナプス電流(上向きの変位)が深部(0.4~0.5mm)に、第2段目以降の(多シナプス性)のシナプス(皮質細胞間シナプス)の活動を示す比較的潜時の長い電流が表層(0.1~0.3mm)に見られる。

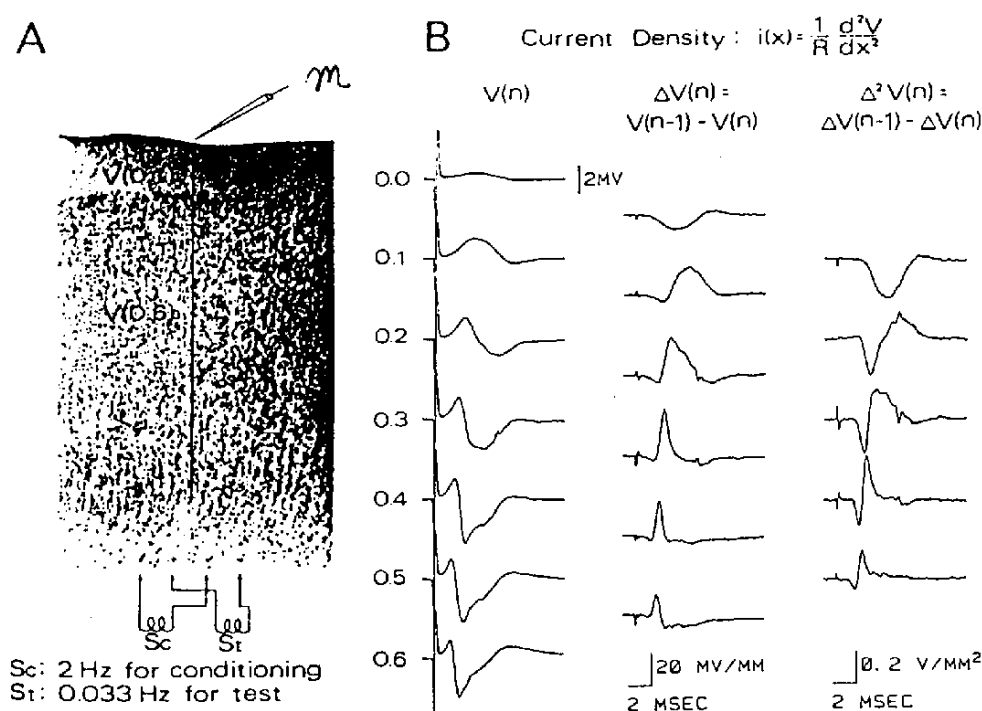


図3.3: 電流源密度解析の実験方法[12]

A) 視覚野の切片標本。電場電位を深さの関数として記録する方法を示す。

B) 電場電位 (左側のトレース) とその1次 (中央) および2次微分 (右側)。

局所のシナプス電流は電場電位の2次微分としてえられる。

仔ネコの視覚野の脳切片標本を2 Hzで1時間(2,700回)刺激するとIV層の単シナプス性(外側膝状体細胞-視覚野細胞間シナプスに生じる)電流とII、III層の多シナプス性(皮質細胞間のシナプスに生じる)電流の増強が起こる。図3.4は条件刺激前(A)と後(B)の電場電位(FP)とシナプス電流(CD)を示す。条件刺激後ではシナプス電流はIV層の単シナプス性のものが2倍、II層の多シナプス性のものは6倍に増大している。この増強は条件刺激の終了後も長い時間にわたり持続するので長期増強(LTP, long term potentiationの略)と呼ばれている。

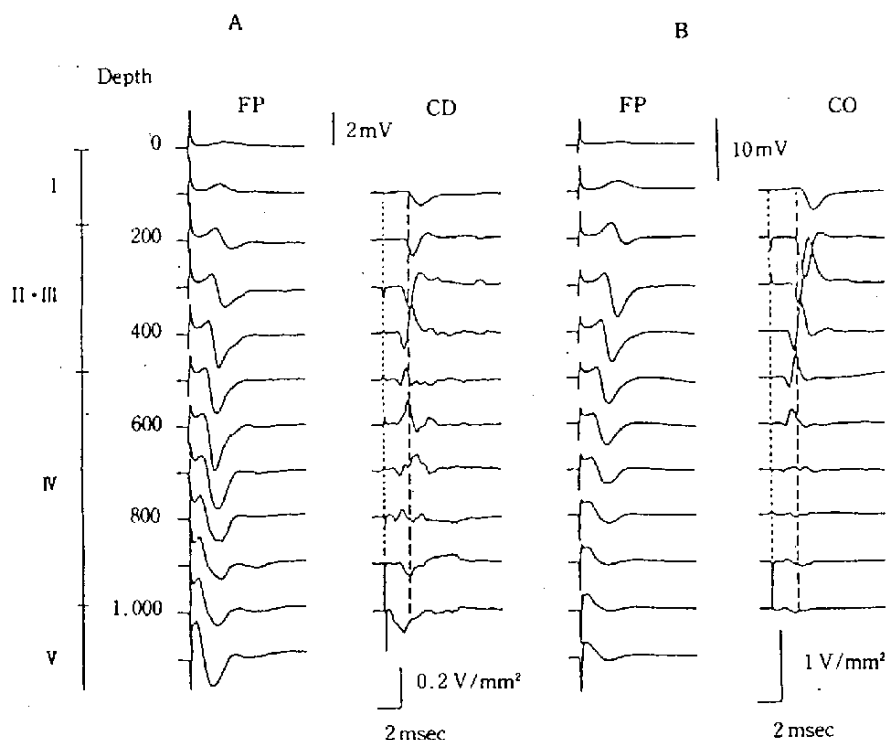


図3.4: 電流源密度解析により示された視覚野のシナプス伝達の長期増強[10]
AとB) 条件刺激前と後(8時間)の電場電位(FP)とシナプス電流(CD)。
Aの電場電位のトレースの左側に記録部位の皮質表面からの深さが示されている。
シナプス電流のトレースの点線は刺激を与えた時点, 破線は単シナプス性と多シ
ナプス性電流を分ける境界を示す。

単シナプス性と多シナプス性電流のLTPは異なった時間経過で起こる。単シナプス性のLTPは刺激終了後1時間起こり、2～3時間で最大となり、刺激前の2～3倍に達し、しだいに減少する。多シナプス性LTPは層のLTPよりやや遅れて起こるが、刺激後15時間まで続き、6～7倍となる。このことは条件刺激のあと、まずIV層の外側膝状体-視覚野細胞間シナプスで伝達の増強が起こり、つづいてII、III層の視覚野細胞間シナプスでより大きな増強がゆっくりとした時間経過で起こることを示している。

視覚信号は外側膝状体からIV層の有棘星状細胞に伝えられて、この細胞からさらにII、III層の錐体細胞に伝えられるが、前者のシナプスには可塑性が少なく、後者のシナプスは大きな可塑性があることになる。このことからIV層の細胞の反応選択性は生得的に定まっているが、II、III層の細胞はこのIV層の細胞から視覚入力を受け、シナプス学習により反応選択性を獲得することが考えられる(図3.5)。つまり、生得的な反応選択性をもつIV層の細胞が可塑的なシナプスをもつII、III層の細胞の反応選択性の学習を指導する先生の役割を果たしていると思われる。生まれたときには、視覚野の神経回路の一部は非可塑的で、すでに配線済み状態であるが、残りは可塑的で未配線のままになっている。視覚体験により、可塑的シナプスが修飾され、反応選択性が学習的に獲得される。このような既存のシナプスによる制約の下で神経回路の学習が行われるメカニズムを仮定すれば、成長した動物に見られる反応選択性にもとづいた視覚野細胞の規則的な配列を説明できる。

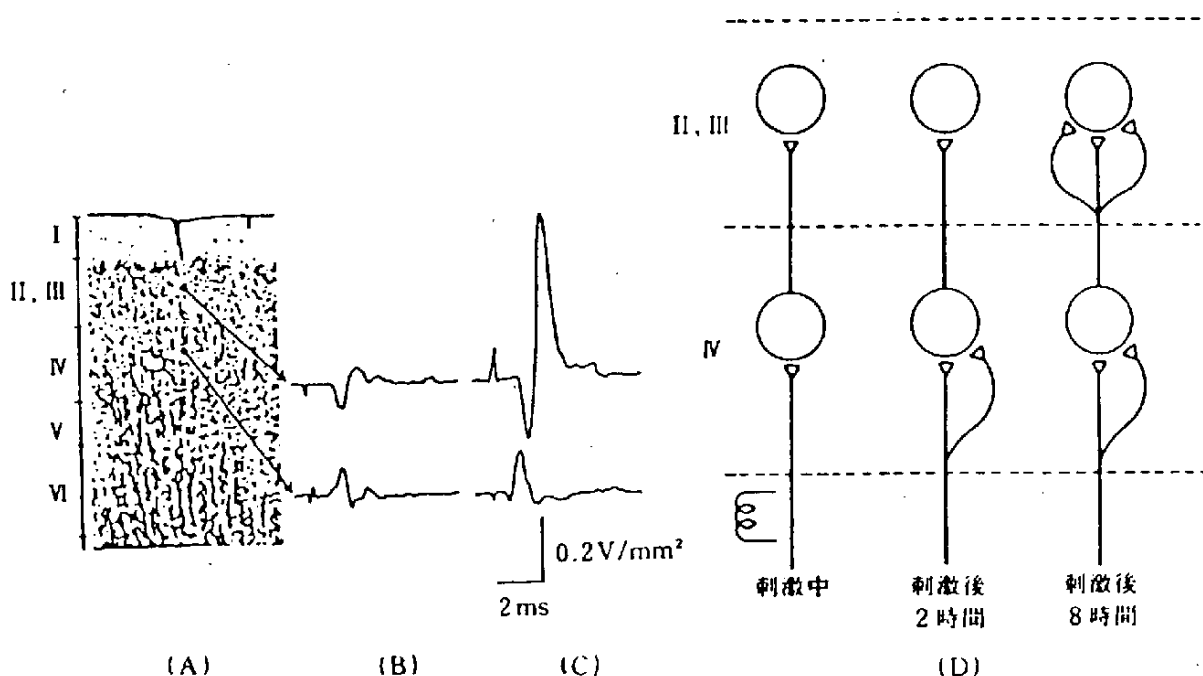


図3.5: 視覚野の可塑的变化を示す模式図[13]

A) 視覚野の切片標本(右側)と条件刺激の前(左のトレース)と後(左のトレース)に表示された部分より記録されたシナプス電流(上向きの変動が興奮性の電流)。B) A)に条件刺激後のシナプス電流の変化から推定される視覚野の神経回路の可塑的变化を示す模式図。

生後いろいろな年齢の仔ネコの外側膝状体に電気刺激を加え、視覚野の電場電位の電流源密度解析を行うと、脳切片標本の電気刺激により生じるLTPとほぼ同じ電流変化が、正常な視覚環境の下でのネコの生後発達においても観察される。生後数日では外側膝状体-視覚中枢細胞間シナプスの活動を示す単シナプス性電流がII-IV層に広がっている(図3.6 Aの黒棒)。3週間の始め(反応選択性が学習される感受性期の初期にあたる)には単シナプス性電流の分布領域はIII層下部とIV層に後退する(図3.6 B)。

これにともなって皮質細胞間のシナプスの活動を示す多シナプス性電流がII層の上部に現れる。学習が最も盛んに行われる(図3.6 B)4週の終わりには単シナプス性電流の分布範囲はほぼIV層に収まり、II, III層の多シナプス性電流が一段と増強される(図3.6 C)。

このことは、神経回路が自己組織化され、反応選択性が学習される時期にII, III層の皮質細胞間シナプスが形成されることを示している。生後発達において見られる多シナプス性電流の増強のパターンは脳切片標本の条件刺激により生じるLTPとまったく同様である。これらのことからII, III層の細胞が反応選択性を学習する生徒細胞で、IV層の細胞がその学習を指導する先生細胞であり、Hebbのアルゴリズムに従って、IV層とII, III層の細胞のシナプスが変化し反応選択性を生み出す神経回路が形成されることが考えられる。

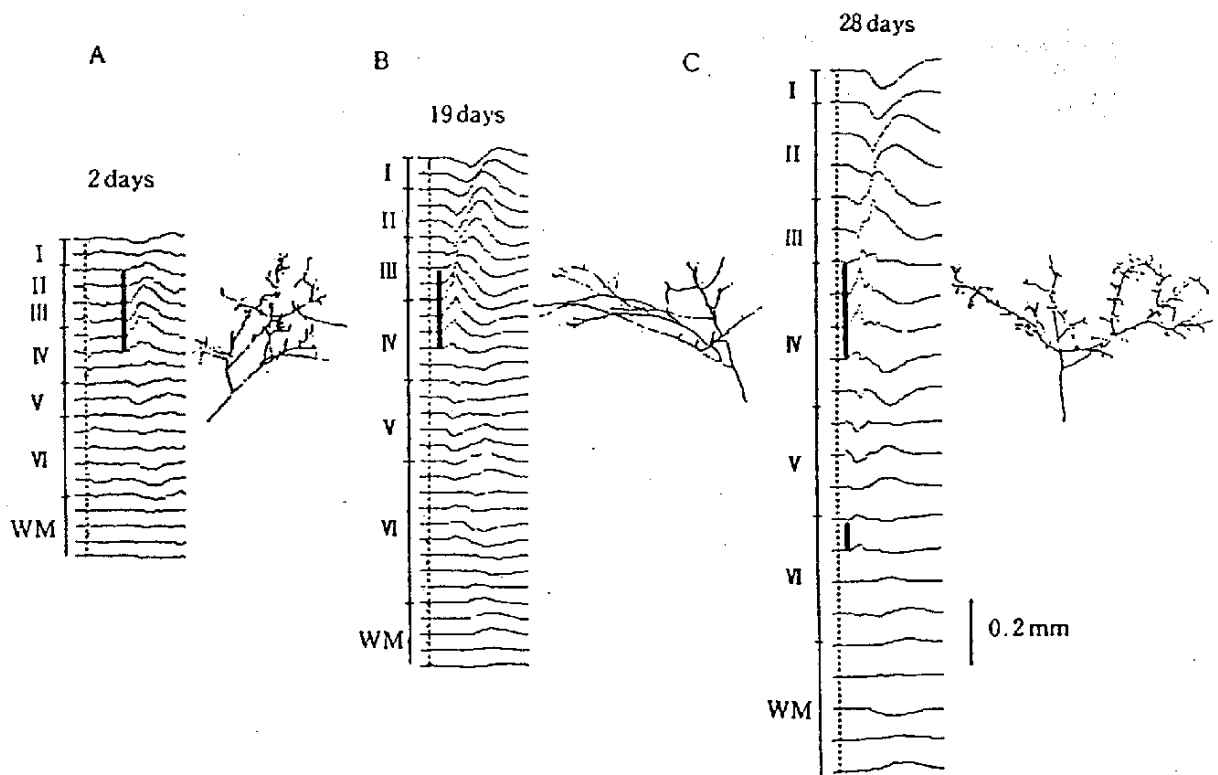


図3.6: 視覚野の神経回路の生後発達[9]

A), B), C) それぞれ生後2, 19, 28日の仔ねこの外側膝状体を刺激したときに生ずるシナプス電流と西洋ワサビ過酸化酸素(HRR)染色により染め出された外側膝状体軸索を示す。黒棒は単シナプス性電流の分布範囲を示す。

② 神経回路形成の制御機構

先生細胞が生得的に形成されるためには神経回路の形成を誘導する先天的な制御機構が必要である。著者らは外側膝状体-視覚野共培養標本を用いて神経結合の先天的制御機構を調べている。新生児ラットの視覚野から切片を切り出し、胎児ラットの外側膝状体とともに培養すると、2~3週で両者の間に神経突起が形成される(図3.7 A)。視覚野には正常な視覚野とほとんど同じ層状構造も形成される。外側膝状体へのHRP注入により、視覚野のVI層の神経細胞が逆向性に標識され(図3.7 B、C)、またIV層に終末する外側膝状体軸索が順行性に標識された(図3.7 E)。これらの形態学的所見は外側膝状体と視覚野の間に正常な場合と同様な層特異性をもつ相互的な神経結合が両者の形成されていることを示している。

この考え方を支持する結果が電気生理学的解析により得られている。外側膝状体刺激により生じる電場電位(図3.8 AのFP)の電流源密度解析により、視覚野の単シナプス性電流がIV層に、多シナプス性電流がII, III層に生じることが示された(図3.8 AのCSD)。また細胞内記録によってもII, III層とIV層の細胞からそれぞれ多シナプス性と単シナプス性の興奮性シナプス電位(図3.8 B、C)が記録されて、VI層の細胞からは逆向性反応が記録された(図3.8 D)。

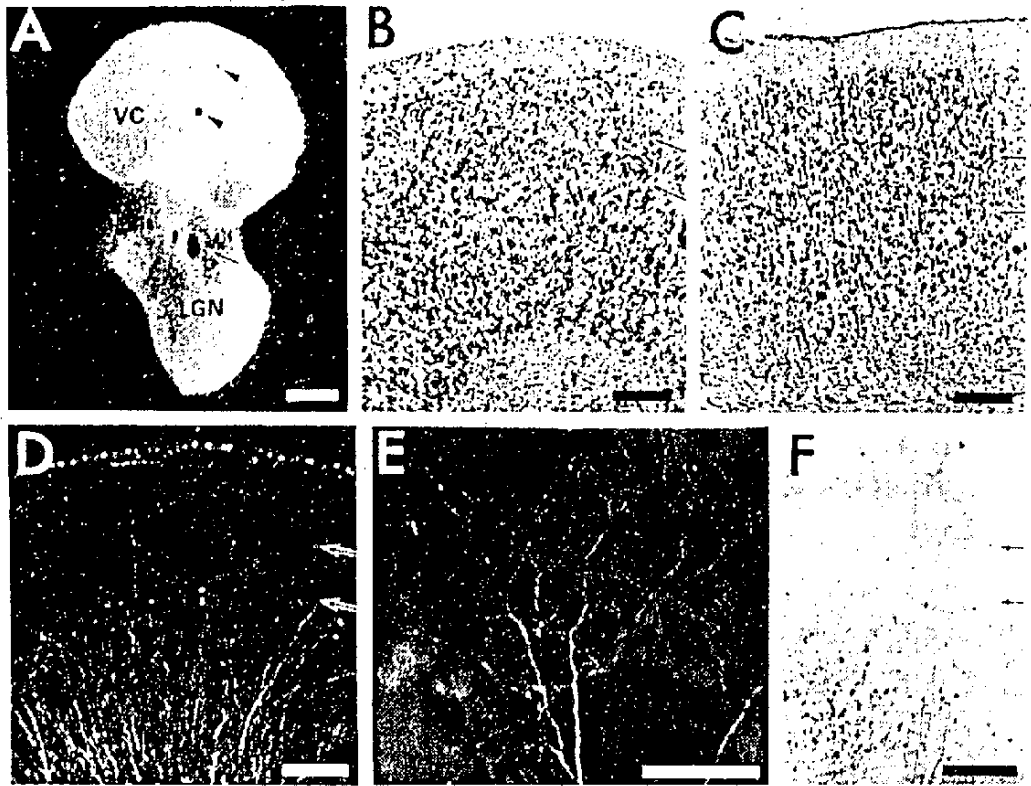


図3.7: 外側膝状体-視覚野共培養標本の形態学 (Yamamoto et al, 1989)
 A) 培養標本の全体像。B) 培養視覚野のNissl 染色像。C) 正常ラット視覚野のNissl 染色像。D) HRPにより染色された外側膝状体軸索。E) 蛍光色素(DII)により染色された外側膝状体の軸索終末。F) 外側膝状体へのHRP注入により逆向性に標識され染色された視覚野の遠心細胞。校正棒の大きさは、A) では $500\mu\text{m}$ 、B) ~ F) では $200\mu\text{m}$ 。

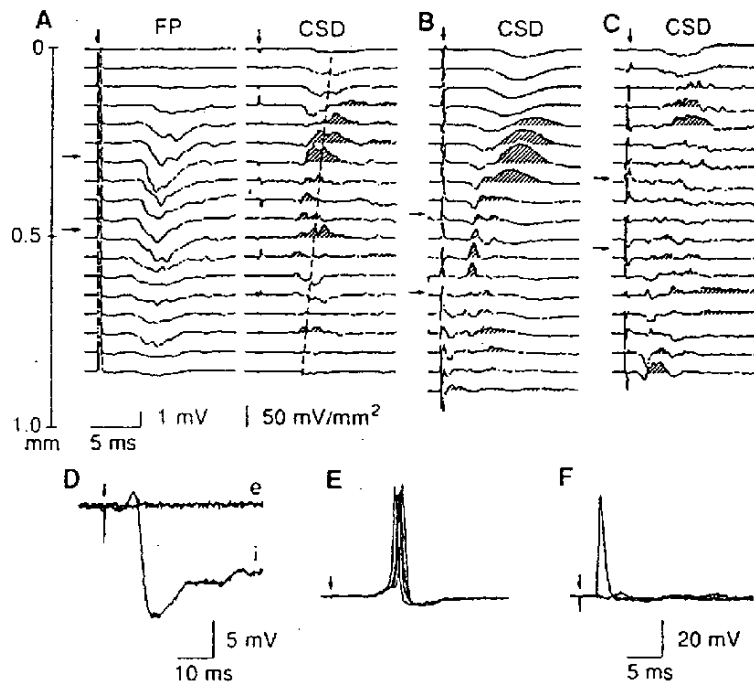


図3.8: 外側膝状体-視覚野共培養標本の神経結合 (Yamamoto et al, 1989)

A) 外側膝状体刺激により共培養標本の視覚野に引き起こさせた電場電位の電流源密度解析, B) 白質刺激により正常ラット視覚野に引き起こさせた電場電位の電流源密度解析, C) 外側膝状体視覚野間の神経結合を慢性的に切除し, 外側膝状体軸索を除去した培養標本の電流源密度解析 (シナプス電位がほとんど消失している)。D) ~ F) 外側膝状体刺激により引き起こされた視覚野細胞の細胞内反応 D) シナプス電位。E) 順行性スパイク。F) 逆向性スパイク。

(3) 可塑性のゲート機構

視覚野の神経回路は可塑性にもとづいて視覚入力を学習するが、シナプス可塑性が視覚入力以外の機構により制御されることを示す研究がある。現在のところ可塑性を制御するものとしてノルアドレナリン作動性線維、眼球運動信号系、コリン作動性の網様体賦活系の3つの系の関与が示唆されている。

① ノルアドレナリン作動性線維

青斑核に由来するノルアドレナリン作動性線維は、脳内の広範な領域に分布しているが、大脳皮質視覚野にも多数存在している。このノルアドレナリン作動性線維が可塑性発現に重要な役割を果たしていることがKasamatsu とPettigrew によって示されている(Pettigrew とKasamatsu, 1978; KasamatsuとPettigrew, 1979; Kasamatsu, 1979)。カテコールアミ作動性ニューロンの特異的神経毒素である、6-ヒドロキシドーパミン(6-OHDA)を一側の視覚野に注入し、片目を閉じて飼育した仔猫(片眼盲標本)の視覚野で神経細胞の反応性を調べると、6-OHDAを注入しなかった側の視覚野では、対照の片眼盲標本猫と同じようにほとんどすべての細胞は、視覚体験をした側の目に対してのみ反応し、視覚体験をしなかった側の目に反応する細胞は非常に少なかった(図3.9 C、D)。

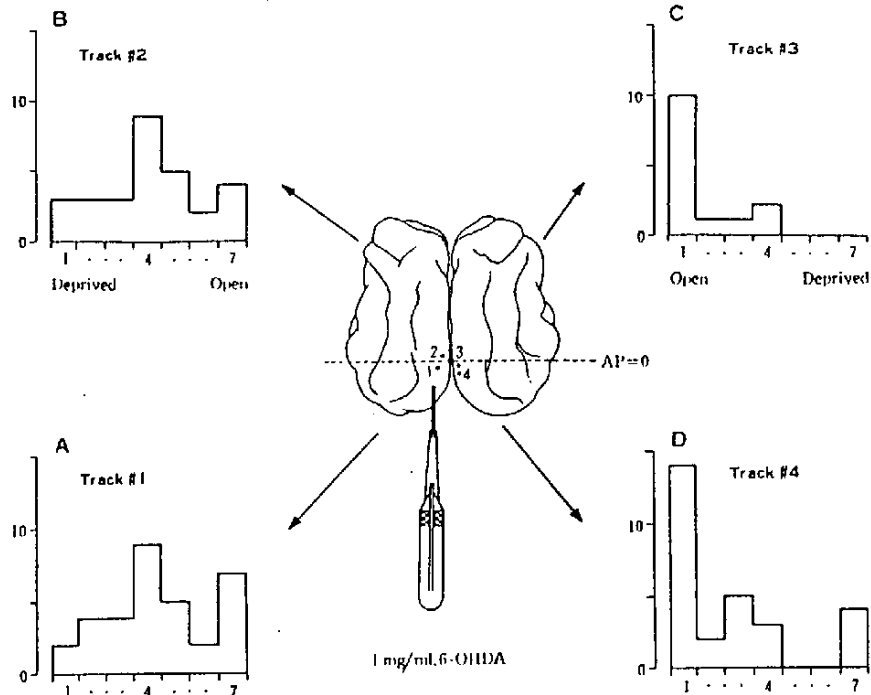


図3.9: OHDAの局所灌流による可塑性喪失。6-OHDA (1mg/ml) で左側の視覚野を灌流しつつ、片眼縫合した猫の左側の視覚野より得られた細胞 (A, B) と対側の視覚野から得られた細胞 (C, D) の眼優位性の分布。眼優位性は図3.2と同様に7段階に分けられている。(Kasamatsu ら (1979) より)

しかし、6-OHDAを注入した側では、多くの細胞が両眼から入力を受けていた (図3.9 A、B)。このことは、6-OHDAの注入を受けていた部分は片眼盲の影響をほとんど受けていない、つまり可塑性を失っていたことを示す。6-OHDAを注入する一方で、その近傍にもう1つのオスモティックミニポンプを用いてノルアドレナリンを注入すると、ノルアドレナリンを注入した部分では片眼盲の効果が現れる (図3.10)。したがって、ノルアドレナリンの存在が可塑的变化を起こす必要条件であると考えられる。

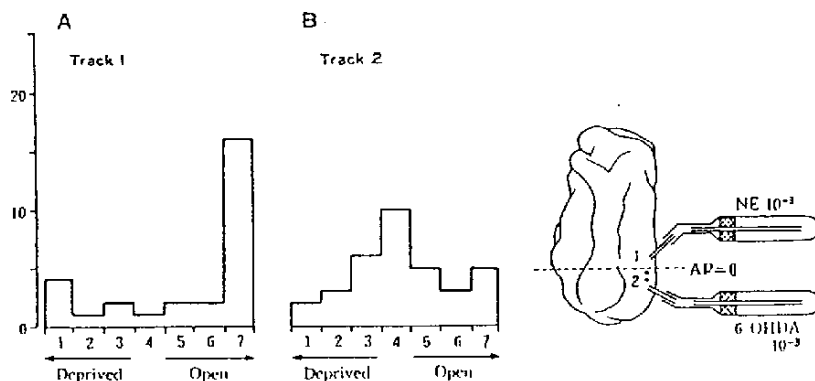


図3.10: ノルアドレナリンの局所灌流による可塑性の回復。6-OHDAとノルアドレナリンで同時に局所灌流し片眼縫合した猫の、ノルアドレナリン灌流地点の近くから得られた細胞 (A) と、6-OHDA灌流地点の近くから得られた細胞 (B) の眼優位性の分布。(Pettigrewと Kasamatsu(1978)より)

ノルアドレナリンは両眼視機能の消失に必要なだけでなく、片眼盲によって一度失われた両眼視機能を閉じられた目を再び開けて回復させる時にも必要なことが示されている (Kasamatsuら, 1981)。したがって、ノルアドレナリンは、可塑的变化の方向 (たとえば両眼視機能を消失あるいは逆に回復する方向) よりむしろ可塑性そのものを調節していることになる。このノルアドレナリンの効果は β -ブロッカーによって阻止され、ノルアドレナリンの代わりとしてジブチルシルサイクリックAMP (サイクリックAMP は細胞膜を通過できないが、この誘導体は通過できるので細胞内に入れる) を注入しても可塑性が発現するので、ノルアドレナリンが、 β -リセプターに作用しサイクリックAMPの細胞内濃度を上昇させることによりシナプスの可塑性の発現を高めると考えられている (Kasamatsu, 1980)。

大脳皮質内のノルアドレナリンと β -リセプターの生後発達がラットで調べられている (Harden ら, 1977)。ノルアドレナリンは生後直後ですでおとなのレベルの25%程度存在し、以後ゆっくりと増加し、21日で50%に達し、60日でおとなのレベルに達する (図3.11 A)。

これに対して β -リセプターは生後直後にはまったく存在せず、8日頃から急激に上昇し、20日にはおとなのレベルを70%も越えてしまい、以後しだいに減少し60日におとなのレベルに達する (図3.11 B)。 β -リセプターの発達が可塑性の感受性期にほぼ一致しているので、感受性期における可塑性の上昇はむしろ β -リセプターの増加により起こると考えられる。

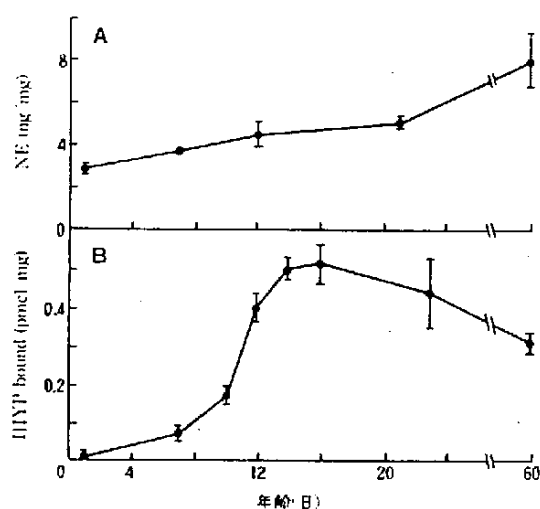


図3.11: ラットの大脳におけるノルアドレナリン、 β -リセプターの生後発達。A. ノルアドレナリン。B. β -リセプター。(Harden ら (1977) より)

② 眼球運動信号系

また視覚野の可塑性が、眼球運動入力により制御されていることを示唆する研究もある。Freeman とBond(1979)は外眼筋の自己受容器からの信号の関与を示唆している。生後4週目の最も感受性の高い時期の仔猫の片方の目に対して視覚刺激を8時間与えると (このような条件下では眼振様の眼球運動がある)、刺激を受けた側の目に対してのみ反応する細胞が増加する。しかしその間、筋緩弛剤で眼球運動を完全に停止させるとこのような変化は起こらない。このような状態で光刺激を与えている間、開いているほうの眼球を外力によ

り水平にゆっくり(0.1Hz)振動させていると、再び変化が起こり、両眼細胞は減少した。したがって外眼筋の伸展受容器から送られる求心性信号が、可塑性の発現に必要であると考えられる。この考えを支持する所見として、外眼筋を伸展、あるいは三叉神経の外眼筋枝を電気刺激すると、視覚野ニューロンが興奮することが知られている(BuisseretとMaffei, 1977)。

視覚野へ送られる眼球運動信号としては、外眼筋の自己受容器からの求心性入力のほか、眼球運動指令系からの遠心性コピーの信号があることが知られている(Kimuraら, 1980)。遠心性コピーの信号は視覚野複雑型細胞に入力し、光刺激に対する反応を促通させる。この信号は、視覚野と同側のClare-Bishop野を破壊すると消失することから(ShibukiとToyama, 1980), Clare-Bishop野より視覚野に送られると考えられる。さらに、視床のIMLからClare-Bishop野へ強い投射があり、IMLの細胞は、サッケード性眼球運動に先行して発火することから(Schlagら, 1974), 遠心性コピーの信号はIML-Clare-Bishop野-視覚野経路で送られてくるものと推測される。

TsumotoとFreeman(1981)は、ケタラル麻酔下の仔猫の視覚野細胞から細胞外記録を行ない、一方の目に15~20分間光刺激を与えながらIMLに電気刺激を加えると、その細胞の眼優位性が変化し、刺激された側の目に優位性が移ることを報告している。IML刺激は眼球運動を引き起こすとともに、大脳の一般覚醒作用をもつので、この覚醒作用がむしろ可塑性の発現に重要であることも考えられる。しかし、TsumotoとFreemanはIMLの近傍の一般覚醒作用はあるが眼球運動を引き起こさない領域を刺激した場合や、筋弛緩剤で眼球運動を止めた場合には、眼球位性の変化が起きないことから、大脳の覚醒作用や眼球運動の遠心性コピー信号よりはむしろ眼球運動の求心性信号が可塑性の発現作用をもつと考えている。しかし、眼球を動かした場合よりもIML刺激した場合のほうが強い眼球優位性の変化が起きることも彼らの実験で示されており、IMLから視覚野への眼球運動の遠心性信号やIML系の電気刺激の効果も無視できないと思われる。

③ コリン作動性網様体賦活系

Singer(1982)は、一側のIMLを破壊した片眼盲標本においては、破壊したIMLの対側の視覚野では、眼優位性が視覚体験を与えた目の側に移動するが、同側の視覚野では眼優位性の移動は生じないことを示した。これはTsumotoとFreemanの実験結果に一致する。さらに、SingerとRauschecker(1982)は麻酔し不動化した4~5週の猫の片眼に15~24時間、光刺激を与え、同時に、IMLあるいは中脳網様体を電気刺激すると、IML刺激は眼球運動を引き起こさない場合もあったが、どちらの場合でも可塑性発現の効果はあった。しかし眼優位性は光刺激だけ、あるいは電気刺激だけでは眼優位性の移動は起きなかった。これらのことからSingerらは、眼球運動系の入力よりは網様体賦活系の入力が視覚野の可塑性を制御していると主張している。

ここに報告紹介した研究は、まだ互いに矛盾する点が多く、必らずしも確立した研究成果とは言えない。眼球運動系、コリン作動性網様体賦活系、ノルアドレナリン作同系は互いに重複する部分があり、はたしてこれらの系が独立に視覚野の可塑性を制御しているかどうかについてはかなり疑問が残る。しかしながら、これらの研究も視覚入力以外の入力が見る視覚野の可塑性を制御しているとする点では一致している。

3.3 脳における記憶機構

3.3.1 下部側頭葉皮質における情報処理 — 視覚性長期記憶の機構 —

(1) はじめに

本論文では側頭葉連合皮質のうちで、視覚機能特異的領域で、しかも視覚性高次思考過程に関与するとされている下部側頭葉皮質（TE野とTEO野）における長期記憶のメカニズムについて、筆者らの研究を中心にして概説する。

(2) 認識、記憶の動物モデル

後連合野の各部位には感覚種特異的学習—記憶野が局在している。たとえば、上側頭葉皮質の病変により聞き言語を含めた聴覚性学習—記憶の障害が、また、下部側頭葉皮質の病変により読み言語を含めた視覚性学習—記憶の障害が、さらには、下頭頂小葉皮質の病変により空間に関する学習—記憶がそれぞれ、発現すると言われている。

記憶については、これまでの臨床および動物実験の所見から、大脳連合野の感覚種別認識野、側頭葉内側領域、内側（正中）視床領域が記憶過程に関与することは間違いないであろう。これら3領域の相互作用により、エングラム（記憶痕跡）が形成され、連合野の感覚種別記憶野に貯蔵されと考えられる。

(3) 過剰訓練と記憶

過剰訓練によって、すなわち学習成立後の練習の積み重ねによって、記憶内容は明確に、鮮明になるし、学習行動も正確で、迅速になる。すなわち、記憶の成立では、学習の進行によって、まず、以前に統制され、習得されている概念を基にして範疇化される。そして、過剰訓練によって範疇化された記憶は長期記憶として固定されと考えられている（TURVING, 1972）。

すなわち、記憶の神経機構を検討するにあたっては、過剰訓練をした動物（サル）で研究する必要がある。これまでの多くの研究は過剰訓練をした動物について研究しているわけではない。たとえ、記憶課題で検討している場合でも、学習の神経機構の研究か、記憶そのものの研究かは、明確に述べえない。また、多くの記憶の研究は短期記憶の研究にしかすぎない。

これまでの諸研究の結果は、下部側頭葉皮質は視覚性学習—記憶に密接に関与していることを示唆する。しかし、これらの所見は下部側頭葉皮質が視覚性長期記憶に関与しているという情況証拠にすぎない。直接の証拠は提供されていないのが現状である。

しかも、反対の見解を持つ人達が多いことも事実である。反対意見の実験的証拠として次の2報告があげられている。すなわち、過剰訓練を施行すると下部側頭葉皮質剔除によっても視覚弁別学習は障害され難くなるという報告である（CHOWとSURVIS, 1958; ORBACHとFANTZ, 1958）。

この報告所見は、下部側頭葉皮質は長期記憶に直接関与するものではないという見解を

支持するものと見なされてきた。

ただし、これらの研究は初期（1950年代）の研究であり、彼らの研究所見から立てられた仮説を現代の研究知見との兼ね合いで、そのまま受け入れられないであろう。

1970年代以降では、①下部側頭葉皮質は少なくとも前半 2/3部（AIT;anterior inferotemporal area, またはT E野）と後半 1/3部（PIT;posterior inferotemporal area, またはT E O野）に分けられる（これらの下部側頭葉皮質の細分野については BAILEY ら, 1950 ; 岩井と鞆負, 1987）。①しかも、これら2細分野は機能的にも異なった細分野である。すなわち、T E野は視対象の認知や記憶過程により密接に関与するが、T E O野は視対象の知覚過程に関与するということが確立されている。

（4） 過剰訓練サルでの下部側頭葉剔除効果

そこで、CHOWとSURVISおよびORBACHとPANTZの研究の追試も兼ねて、筆者らは次のような実験を施行した。

多数対の物体を同時的に弁別する同時的多数対（24対）物体弁別学習課題（一種の連合記憶課題）と前述の図形弁別学習課題（一種の刺激記憶課題）、さらに、統制課題としての24対の継次的1対物体弁別学習課題について術前学習させた。そして、過剰訓練群と非過剰訓練群について、T E野とT E O野の剔除効果を比較検討した。

記憶の神経機構の研究での過剰訓練の必要性は前述した。多数の刺激（この実験では合計98刺激）を使用した理由は、行動上では、多数の順向性、逆向性妨害や干渉作用の存在にもかかわらず学習した事項を正確に保持し、再生し得た時、長期記憶が成立していたと見なしうるからである。

結果は図3.12に示してある。術前に過剰訓練を受けたサル（過剰訓練群）も、受けていないサル（非過剰訓練群）も、同時的多数対物体弁別学習課題においては、T E野の剔除によって顕著な障害を示した。しかも、過剰訓練群の障害の程度は非過剰訓練群の障害の程度とそれほどの差異はなかった。これに対し、T E O野剔除群は、過剰訓練群も非過剰訓練群も、軽度の障害を示したにすぎなかった。

図形弁別課題に対するT E野剔除とT E O野剔除の効果は上記所見と逆であった。T E O野剔除によって顕著に障害された。しかも、過剰訓練群の障害の程度と非過剰訓練群の障害の程度に顕著な差異は観察されなかった。また、T E野剔除によっても障害された。

継次的1対物体弁別学習課題については、T E野剔除群は軽度の障害を示したが、T E O野剔除群は一時的な障害を示したに過ぎなかった。

しかも、術後障害された同時的多数対物体弁別学習課題と継次的1対物体弁別学習を再学習させた後、その保持能を検査したところ、T E野剔除サルは、術前の過剰訓練の経験の有無にかかわらず、いずれの課題でも保持能障害を示した。保持能テストを数回繰り返したが、いずれのテストでも軽度の障害を示した。

これに対し、T E O野剔除サルでは図形弁別学習課題については、数回の保持テストのいずれでも保持能障害を示したが、他の2課題（同時的多数対物体弁別学習課題と継次的1対物体弁別学習課題）では保持テストを繰り返すにつれて、ほとんど保持能の障害を示さなかった。

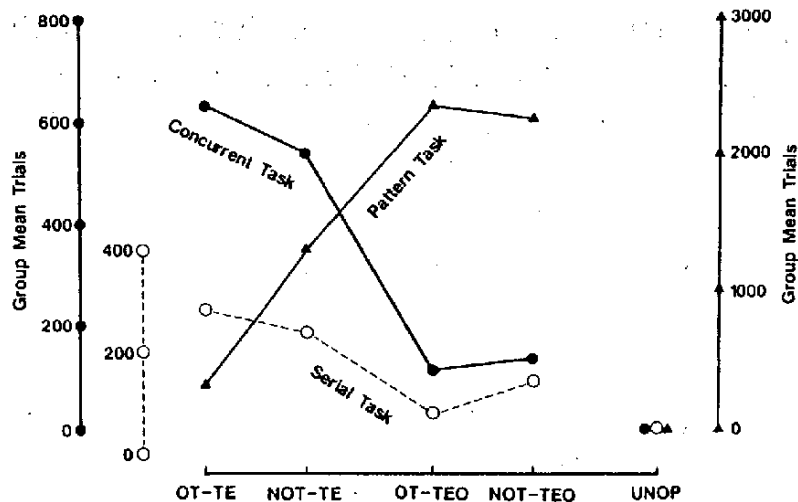


図3.12: 同時的多数対 (12対 2課題、合計24対) 物体弁別学習課題、継次的 1対 (合計24対) 物体弁別学習課題、1対図形弁別学習課題の学習に対するTE野とTEO野別徐効果の比較検討。課題についての説明は省略。

OT : 術前の過剰訓練群
 NOT : 術前の非過剰訓練群
 TE : TE野別徐群
 TEO : TEO野別徐群
 UNOP : 非別徐-非過剰訓練群

この過剰訓練効果の実験所見は、次の事を示している。①TE野とTEO野は記憶成立において互いに異なった役割を果たしている。②訓練課題の特質性から考えて、TE野は連合記憶に、TEO野は図形刺激記憶に密接に関与している。③本実験所見から、TE野が視覚性記憶の貯蔵庫とただちに結論しえないとしても、密接に関与していることは間違いない。④TEO野は図形刺激の長期意味記憶というより、図形刺激の知覚成立のための刺激記憶に関与すると考えられる。

(5) おわりに

ここでは、下部側頭葉皮質前半 2/3領域 (TE野) が視覚性連合学習-記憶の座であり、後半 1/3部 (TEO野) が視覚性知覚と視覚性対象の刺激記憶の座であるという見解のもとに記載してきた。これは記憶の神経回路網 (前述) の存在を否定するものではない。各領野、領域、核がそれぞれ独自 (相対的にしかすぎないが) の機能的役割を営み、それらが回路網を形成し、ある1つのまとまった機能を、そして最終的には目標志向性行動として遂行されるというのが筆者の基本的見解である。目標志向性行動の一背景過程にしかすぎない記憶過程についても、このことは成立する。この背景細分過程に関与する領域、領野、核が神経回路網を作っていることに間違いないであろう。

過去の経験の能動的、時間的展開である本質的記憶過程は知的過程である。しかし、記憶機能は "知" の過程だけで成立するものではない。 "情" の過程も密接に関与する。それは、PAPEZ の情動回路と皮質下記憶系とがかなり重複していることや、精神力動学的にも不快な経験は抑圧され、忘却されるし、反対に、感銘深い体験や快的経験は記録されや

すいし、よりよい形で長期にわたり保持され、再三追想されることなどの日常体験からもわかる。また、“意”の過程も重要な役割を果たしている。より注意を集中し、意志的に取り組んだ課題ほどより明確に、鮮明に記憶されている。記憶は“知”“情”“意”の三過程の統合体であり、また三者の接点であると考えてよいであろう。

記憶障害は個人の精神的活動における死を意味するといっても過言ではなかろう。健忘患者は精神的死と肉体的死と二度死に至ることになる。

[参考文献]

- [1] 岩井榮一：脳－学習・記憶のメカニズム，第4刷，朝倉書店，p. 1-269 (1989).
- [2] 岩井榮一：第2章－I，側頭葉連合野の解剖．”新生理学体系：第12巻高次脳機能の生理学”星 猛，伊藤正男 編，医学書院，p. 54-73 (1988).
- [3] 岩井榮一：第2章－II，下部側頭葉・後頭葉連合皮質の機能：その神経行動学的研究．”新生理学体系：第12巻高次脳機能の生理学”星 猛，伊藤正男 編，医学書院，p. 73-98 (1988).
- [4] 岩井榮一：第2章－V，側頭葉・後頭葉連合皮質の構造と機能についての概説と日的话题．”新生理学体系：第12巻高次脳機能の生理学”星 猛，伊藤正男 編，医学書院，p. 133-148 (1988).
- [5] 岩井榮一：第1章－X，視覚連合皮質野と高次機能．”新生理学体系：第12巻高次脳機能の生理学”星 猛，伊藤正男 編，医学書院，p. 180-214 (1989).

3.3.2 海馬における連想記憶研究の現状

本項では、ヒト認知記憶における海馬の記憶機能研究の現状について総括する。なお、大脳側頭葉皮質と連想記憶研究の現状については、「学習WG報告書」（平成2年3月）に総括してある。

海馬記憶機能研究は大きく2つのレベルに分けられる。第1は、海馬における可塑シナプスの分子メカニズムを解析するアプローチである。この点については、最近詳細な総説[7]を執筆したのでそちらに譲りたい。ここでは、第2のレベルであるシステム機能解析のアプローチについて述べたい。

(1) 海馬の神経回路網

海馬システムがどのような記憶システムであるかを考える最初のステップは、海馬ニューロンの結合関係を解析し、特徴となる神経回路構造を抽出する事である。後述のように、実際海馬は特異な閉回路を持つ。その上で機能を示唆し得るモデルが検討の対象となり得る。

① 海馬内の神経結合

海馬は円筒状の構造体であり、C字状に視床を取り囲んでいる。その長軸に対して垂直に切ると、図3.13のように見える。Ramón y Cajal(1902)は、このスケッチに多くの矢印を書き込んでいるが、これは神経伝達方向性、すなわち海馬内の情報の流れを表したものである。Cajalの先駆的な洞察力が感じられよう。この中で最も基本的な神経結合は、次の3シナプス性の経路である。

嗅内野 (entorhinal cortex) II-III層

↓
貫通線維 (perforant path)

歯状回 (dentate gyrus) 顆粒細胞

↓
苔状線維 (mossy fibers)

CA3 錐体細胞

↓
Schaffer側枝

CA1 錐体細胞

海馬内の情報の流れがこのように一方性である点は重要な特徴であり、これと逆向きに直接投射する線維はない。この経路を含む海馬領域 (hippocampal region: 海馬体 (単に海馬と呼ぶ) に嗅内野を含めた領域) の全体的な神経結合を、図3.14に示した。主要な回路は、嗅内野 (EC) → 歯状回 (DG) → CA3 → CA1 → 海馬台 (S) と続いて嗅内野に

戻る、興奮性の結合である。これらの線維連絡は、主として図3.13の面に平行な数百 μm の切片内に保たれるものと従来考えられてきた[14]。しかし、これと垂直な方向の結合も同様に重要であり、海馬を3次元の構造体と見なす必要がある[10]。最近の総説[2, 9]では、海馬の投射様式が詳しく議論されている。

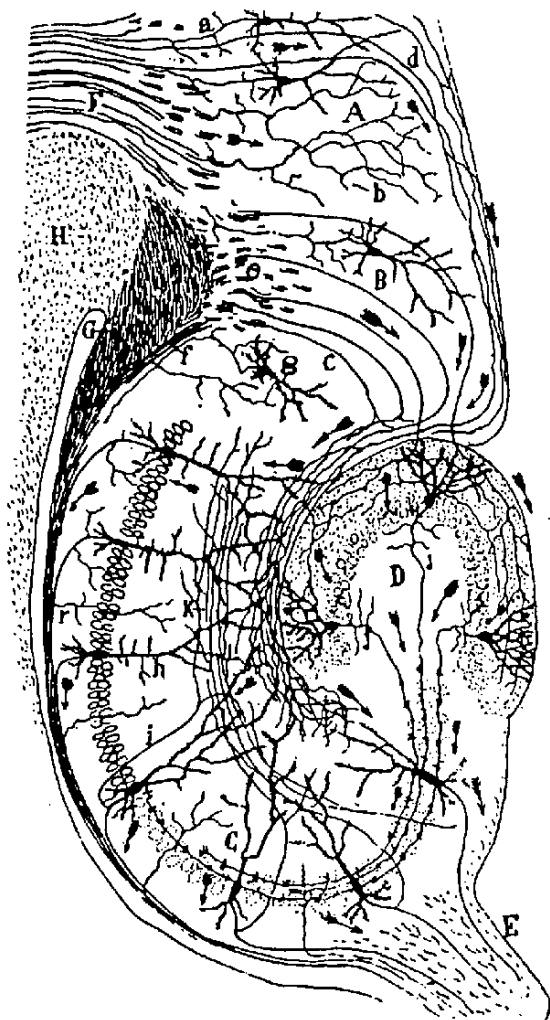


図3.13：海馬領域の細胞構築と神経結合

海馬台およびCA1から嗅内野の深層（IV-VI層）へ投射があり、嗅内野の深層はさらにそのII-III層（貫通線維の出力層）を支配している[37]。他に、海馬台から前海馬台（PrS）・傍海馬台（PaS）を経て嗅内野II-III層に至る経路もある（図3.14）。したがって、海馬の各領域が閉回路の一部を構成していると言うことができる。しかし、このループにおいて、投射のパターンがどのように変換されるのかは、まだ十分に明らかにされてはいない。また、この閉回路には独立したバイパスがいろいろと存在する。たとえば、貫通線維は、歯状回だけではなくCA3・CA1や海馬台にも直接投射する（図3.14）。ただし、歯状回はCA3より先には投射しない。こうした傍系の経路がどんな機能的意味をもつのかはまだ明らかにされていない。また、各領域の中ではバスケット細胞等による抑制性の結合もあり、一様な構造を呈しているわけではない。サルの嗅内野は、細胞構築上さらに7つに分けられる[12]。解剖学の進歩に伴って各領域の微細構造が明らかにされ、

順行性および逆行性トレーサーWGA-HRPやFast blue 等)を用いた実験により、それらの機能的な結合が解明されつつある現状である。

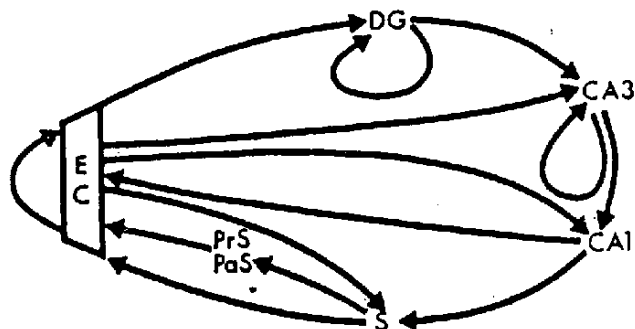


図 3.14 : 海馬領域の内部神経回路

海馬の神経回路網の中でもう 1 つの特徴的な点は、CA 3 における連合性の結合である。これは、CA 3 錐体細胞の軸索側枝が、他の多くの CA 3 錐体細胞に投射するものである。1 つの CA 3 錐体細胞についてみると、ラットでは、約 50 個の苔状線維シナプスがあるのに対し、約 6000 個の連合線維シナプスが存在する(脚注参照)。結合率に換算すると、顆粒細胞全体の約 0.005 % から投射を受け、CA 3 錐体細胞全体の約 2 % から連合性投射を受けることになる[13]。このように高い頻度の連合性結合は、CA 1 では見られない[10]。CA 3 は、その回路上の位置および特異的な結合様式から考えると、海馬内の情報処理において中心的な役割を果たしているものと考えられる。このことについては、③海馬の記憶制御モデルで詳しく議論する。

② 海馬の入出力経路

海馬領域において、大脳皮質からの入力を直接受けている領域は、主に嗅内野(area 28)である(他に海馬台複合体にも入力がある)。嗅内野に投射するパターンは、各皮質領域によって異なっている[32]。また、嗅内野の外側部(rhinal sulcus に沿った部分)から内側部方向の帯域は、歯状回の尾側部から吻側部へ勾配を持って投射する[101, 102]。したがって、大脳皮質からの情報は、嗅内野における位置的なパターンに従って集約された後に、海馬へと伝えられるのであろう。なお、サル下部側頭皮質の TE 野腹側部は、海馬 CA 1 と直接の相互の投射を持つことが報告されているが[36, 103]、異論もある[93]。

嗅内野に対する主要な皮質入力、嗅周野(perirhinal cortex, areas 35 & 36)と海馬傍回(parahippocampal gyrus, areas TF & TH)である。ただしそれぞれの境については、まだ共通理解が得られるほど確定していない。図 3.15 に示すように、これらの領野は、さらに広範な側頭葉・前頭葉・頭頂葉の各連合野から、多種感覚性の入力を受けている。逆に、嗅内野の V-VI 層から出力線維が出ており、海馬傍回への強い投射がある[90]。した

脚 注
Amaral et al. (1990)[13]によれば、CA 3 錐体細胞の軸索側枝は、約 140 μ m の間隔で、約 14 個の en passant 型シナプスを形成する。これは、顆粒細胞全体の約 0.005 % から投射を受け、CA 3 錐体細胞全体の約 2 % から連合性投射を受けることになる。このように高い頻度の連合性結合は、CA 1 では見られない[10]。CA 3 は、その回路上の位置および特異的な結合様式から考えると、海馬内の情報処理において中心的な役割を果たしているものと考えられる。このことについては、③海馬の記憶制御モデルで詳しく議論する。

がって、海馬傍回は海馬からの重要な出力経路であり、海馬で処理された情報を、大脳皮質連合野や他の辺縁系に中継する[96]。また、嗅内野は、扁桃核(amygdala)等の皮質下核やその他の皮質とも直接結びついている[32, 33]。

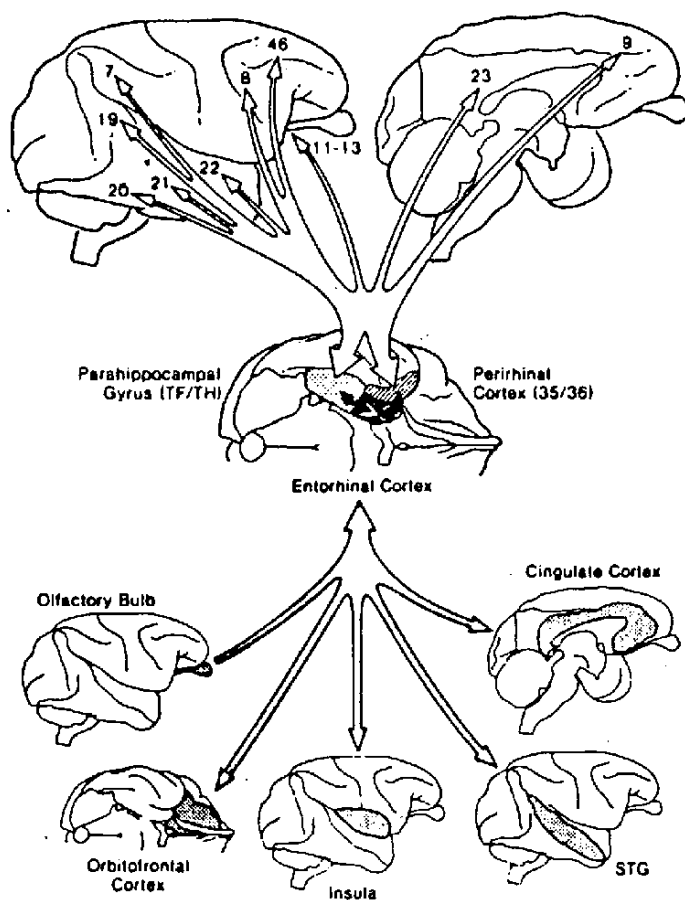


図3. 15：嗅内野の求心路と遠心路

たとえば、帯状皮質(cingulate cortex)、特にその脳梁膨大後部(retrosplenial region, areas 29 & 30)から嗅内野に至る著名な投射がある。以上の知見をまとめると、大脳皮質の各領域からの情報は、嗅内野に集められてから海馬で処理を受け、再び嗅内野を介して脳の各領域へ送られる。

海馬の入出力線維の中には、両側の海馬を結ぶ交連線維(commissural fibers)がある。ラットやウサギでは、CA領域と歯状回に顕著な交連線維が認められ、しかも部位的な投射パターンが保たれている。しかしこれには種差があって、サルでは、海馬の吻側部と歯状回の連合部が交連線維で結ばれているのにすぎない[9]。サルで最も顕著な交連線維は、前海馬台から対側の嗅内野内側部(III - IV層)に投射するものである[11]。ヒトで左脳と右脳の間には機能差のあることが知られており、海馬の交連線維を介して両半球間の記憶情報を交換することは、重要な意味を持つものと考えられる。

皮質下核への海馬の出力としては、海馬台複合体より海馬采・脳弓(fimbria・fornix)を経て視床前核および乳頭体に至る経路や、CA領域から中隔核複合体(septal complex)への投射が著明である。また、内側中隔核や対角帯核から海馬への投射があり、その一部

は脳弓を通過する[9]。この入力、コリン作動性およびGABA作動性の線維を含んでおり、海馬の全体的な活動性の調節に役だっているものと考えられている。

大脳皮質連合野に由来する海馬への入力情報は、すでに処理の進んだ多種類の感覚情報である。この情報は、嗅内野から歯状回に至る段階で統合され、CA3からCA1の段階、および海馬台から嗅内野の段階で再び分散する[90]。したがって、海馬の入出力に一定の関係を見出すのは難しいであろう。また、海馬の出力情報が、入力情報の起源となる部位に再び戻されるのかどうかも明らかではない。こうした問題に答えるためには、少なくとも現在の解剖学の知識だけでは不十分である。解剖の機能を推論するためには、その情報処理の家庭を調べることのできるようなモデルが必要である。

③ 海馬の記憶制御モデル

海馬自体が長期的な記憶の貯蔵庫でないことは、海馬の損傷を受けたヒトの場合でも古い記憶は正常であるという事実にもとづいている。一方、記憶痕跡が大脳皮質連合野に残されるとする考えは古くからあった。そこで、次のような作業仮説を以下の議論の中心とした。

「海馬は、大脳皮質に長期的な記憶痕跡を形成するための記憶制御装置である。」

海馬を記憶システムの1つの要素としてとらえる際に、次の3段階に別けて考えることができる。第1に大脳皮質から海馬への入力、第2に海馬内での情報処理、第3に海馬から大脳皮質への出力である。ここでは、CA3の特異的な構造に基礎を置いたモデルを中心として、海馬内の情報処理過程について考察する。

CA3の特異性は、苔状線維の入力と、連合性の線維結合という2点に集約される。まず後者の連合性に着目したモデル—自己連想型の神経回路網 (autoassociative neural network)—について説明しよう。最も単純化した形で、このモデルの肝要な点を図3.16に示す。基本的な機能単位は、単一のCA3錐体細胞である。記憶情報は、一群のニューロンの時空間的な発火パターンによってコードされる (ensemble encoding)ものとする。

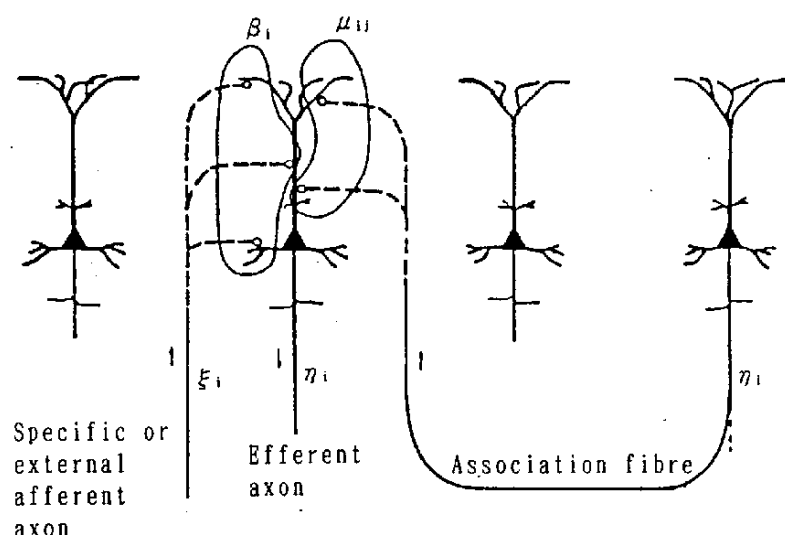


図3.16：自己連合型神経回路の結合の模式図

破線で示された結合は単シナプス性または多シナプス性。隣接する4個の機能ユニットは、各々1つの錐体細胞によって代表されている。

i 番目の細胞において、入力発火頻度を ξ_i とし、出力発火頻度を η_i とする。入出力の直接的な結合を β_i と表し、i 番目の細胞に対する j 番目の細胞からの連合性結合を μ_{ij} とすると、入出力の関係式は次のように表される [39]。

$$\eta_i = \beta_i \xi_i + \sum_j \mu_{ij} \eta_j + \eta_0$$

ここで η_0 は、自発発火のレベルを定めるための補正項である。連合線維の可塑シナプスの時間変化は、次式で与えられる。

$$d\mu_{ij}/dt = \alpha \eta_i (\eta_j - \overline{\eta_j})$$

ここで α は、シナプス可塑性を表す係数である。 $\overline{\eta_j}$ は平均的な自発発火のレベルを表し $\eta_j = \overline{\eta_j}$ の時、連合性の結合に変化が生じない。記憶される情報は、シナプスにおける伝達効率、すなわち結合行列 (connection matrix) μ_{ij} の値によって保持される。

このモデルにおいて、伝達効率の変化し得る可塑シナプスの存在は、最も重要な基礎を与えるものである。理論的には、シナプス前終末と後細胞が同時に発火した時に伝達効率が増大するという Hebb 型の可塑シナプスを仮定している。LTP は、その生理学的根拠を提供するものであり [18]、分子レベルから神経回路網のレベルへ橋が渡されるのは、まさにこの点においてである。

CA3 の連合線維の作るシナプス上で LTP が生ずるという直接的な証拠はまだない。実際スライス標本における LTP の例では、連合線維と理論的考察が混在した条件である。しかし、以上のような理論的考察から、CA3 の連合線維においても Hebb 型の LTP が起こり得ると推測している。

以上の枠組みは、概念的には既に Marr (1971) [43] によって提出されていた。「小脳皮質の理論」・「大脳新皮質の理論」に続いて三部作を為す Marr (1971) [43] の論文では、海馬皮質の理論を展開しながら、軸索側枝の持つ機能的意義について論及している。すでに蓄えられた記憶内容を想起する際にその一部分としか入力として与えられなくとも、側枝の効果によって他に必要なニューロンが賦活化され、全体像を把握することができる。1971 年の Lomo による LTP の報告を、Marr は追記の形で引用してその重要性を認めている。

ここに紹介したモデルは、一部分の情報から必要な記憶情報を再現できるので、ノイズや干渉に強く、回路の損傷に対して安定に記憶を保持できるという利点を持っている。さらに、CA3 の出力が時間的な遅延をもってフィードバックされるならば、この神経回路網で時系列的な記憶内容が保持できる [38]。これは、図 3.14 のような海馬内の回路によって実現可能であるといえよう。また、連合性の入力に伴ってその結合が弱められる場合には、この回路は逆に新しい情報を選択的に抽出することができる [38]。以上のように、CA3 においては、記憶情報の保持と再生を動的に制御することが可能である。

歯状回にも連合性の結合が存在するが、その起始細胞は多形細胞層に局限しており、海馬の長軸方向に拡散して投射する [10]。したがって、同じレベルでの直接のフィードバックは生じない。この連合線維は、嗅内野からの入力情報を統合するのに重要な働きがあると考えられる。また、歯状回からの出力線維は CA3 より先に直接投射することはないので、歯状回の段階まで送られてきた情報は、すべて CA3 において処理される。

次に、CA3 のもう 1 つの特異性、すなわち歯状回からの苔状線維 (mossy fibers) に

よる入力について考えてみる。苔状線維の作るシナプスは、構造的にも機能的にも特異的である。

特に、このシナプスで観察される m f L T P の性質は、前述の連合・交連線維シナプスにおける L T P と異なっている。m f L T P が連合性を書いたものであるならば、苔状線維からの入力は他の入力を受けるシナプスに影響を与えるが、苔状線維のシナプス自身は他の影響を受けないことになる。

C A 3 錐体細胞細胞が歯状回の顆粒細胞から苔状線維を受ける割合は、①海馬内の神経結合に示したように極めて小さいが、これは入力情報の分離(pattern separation)に役立つものと考えられる[73, 74]。つまり、歯状回における情報(ニューロン群の時空間的な発火パターン)は、C A 3 において、より少ないニューロン群によってコードされる(sparse representation)。なぜなら、C A 3 において、より少ないニューロン群によってコードされる(sparse representation)。なぜなら C A 3 の錐体細胞は、発火中の顆粒細胞のごく一部分から入力情報を受け取るからである。その結果、異なる情報はより明確に区別され、記憶内容の信頼度と容量が共に増加する。

C A 3 の錐体細胞は、この他に貫通線維の入力を直接受取っているが(図3.14)、この結合は苔状線維ほど疎らではない。貫通線維からの情報は、苔状線維からの入力に加えて連合的に処理される。L T P の特徴である連合性は、その意味において重要な分子的基盤を与えている。

C A 1 の錐体細胞群は、こうして得られた C A 3 の出力を受けて、海馬の出力情報を準備するものである。C A 3 の出力線維である Schaffer 側枝は、C A 1 の海馬長軸方向に広がって分散する。この時、C A 3 の出力情報は、3 次元的に極めて整然とした配列を成して C A 1 に伝達されることが明らかになっている[34]。以上のように、海馬内では、歯状回→C A 3 →C A 1 なる多段階の情報処理を行うことによって、記憶情報の形成が制御されている。

記憶情報の大きな変換が海馬内で生じ得ることを考えると、いわゆるキャッシュ・メモリのように、情報をそのまま保存しておくようなことはできない。Teyler & DiScenna (1986)[94]は、ある事象によって活性化される新皮質の場所をコードして、その座標を蓄えるのが海馬の役割であるとする説(memory indexing theory)を唱えている。この説に従うと、海馬と大脳新皮質の間の機能的結合は、新皮質の空間的な位置関係を表現するものでなくてはならない。しかしながら、これは解剖学的な知見と相容れないものである[90]。また、このモデルでは index を恒久的に海馬に貯蔵することを想定しているが、これは海馬の必要とされる時間が有限であること(「(2)②サルの行動実験における逆行性健忘」を参照)に反する。

大脳皮質から送られてきた情報は、海馬における記憶制御過程を経た後に、再び大脳皮質へ戻される。大脳皮質が長期的な記憶の座であるという前述の仮説にもとづけば、いろいろな感覚情報を実際に格納できるような記憶情報に変換するために、海馬が必要とされるのではないかと推測できる。感覚情報が第一次感覚野から高次連合野まで処理されていく段階を符号化(encoding)の過程と呼ぶことにすると、その結果が海馬に対する主な入力情報となる。一群のニューロンの時空間的な発火パターンが、ここでいう符号(code)に相当する。海馬内では、前述のように情報の統合と分散を通して入力情報を符号化し直す

わけである。これを再符号化(recoding)の過程と呼ぶ[72]。海馬の出力情報は、大脳皮質へと送られて、長期的な記憶の形成に役立てられる。この過程が具体的にどのようなものであるかは不明であるが、1つの候補として、新皮質におけるbackprojection理論（いわゆるback-propagation理論とは別物）がある[73, 75]。以上が記憶の書き込みの過程であり、逆に記憶内容を読み込んで使う場合には、脱符号化(decoding)の過程が必要であると考えられるが、これについては現在何もわかっていない。

(2) 記憶における海馬の役割

これまで、分子レベルから神経回路網のレベルにわたって、海馬の構造と機能の関係を検討してきた。その結果、海馬は特異的な分子機能および神経機構を備えており、記憶制御装置として機能し得ることが明らかになった。そこで、実際にいかなる種類の記憶に海馬が関与しているかを次に考えてみる。まず、生理学と心理学のアプローチを用いた動物実験の結果から、記憶課題の学習における海馬の役割を考察する。こうした研究の成果は、ヒトの健忘症(амnesia)の原因を解明する上で重要な役割を果たしてきた。正常な記憶現象を理解するためにも、ヒトの記憶障害の臨床例は貴重である[86, 87, 8, 6]。

① ラットの行動実験

ラット海馬の破壊実験は、再現性に優れた有効な学習課題が確立されるまで、長い試行錯誤の段階があった。現在広く受け入れられているものとして、放射状迷路課題[63]や水槽法がある。この水槽法（ミルクタンク法）と呼ばれる課題では、水（視覚・嗅覚による手がかりをなくすためにミルクがよく用いられる）の入った円形のプールにラットを放して、水面下に隠れた小さな台の上に避難することを学習させる。ラットは、その部屋にある物の配置を空間的手がかり(spatial cues)として、直接知覚できない台の位置を覚える。その結果、わずか数試行で最短航路を泳げるようになる。海馬全体を吸引によって破壊したラットでは、この課題の学習が著しく阻害されることが明らかになった[55]。避難台が水面より上に見えている条件下では、海馬の損傷群と対照群との間に差がなくなることから、運動機能や動機づけの障害ではなく、空間手がかりの学習が阻害されるものと考えられる。

さらに興味深いことには、この空間航行課題にLTPが関与している可能性がある。Morris et al. (1986)[56]は、ラットの側脳室にカニューレポンプを装着して、数日間にわたりAPV（NMDA受容体の特異的な拮抗剤：「(2) ②サルの行動実験—電気生理学—」を参照）を注入することにより、この空間学習が選択的に阻害されることを見出した。図3.17は、プールより台を取り除いた後にラットを60秒間泳がせた結果である。対照群のラットは、以前に覚えた辺りで台を探している時間が長い(図3.17A)、APVを投与したラットはそのような傾向は見られない(図3.17B)。また、in vivo でラットの海馬内から電場電位を記録したところ、APVによって、シナプス伝達に影響を与えることなくLTPの誘発が阻害された。さらにAPVの投与は、既に獲得された空間学習に対しては効果がない[54]。最近の報告によると、この課題を阻害するのに十分なAPVの投与は、すでに獲得された空間学習に対しては効果がない[54]。最近の報告によると、この課題を阻害するのに十分なAPVの脳内濃度は、LTPを阻害する濃度と一致する

(Science 248 : 1605, 1990)。McNaughton et al.(1986)[45] は、齒状回のLTPが飽和するくらい強い高頻度刺激を貫通線維に与えておくと、前述の空間課題と類似した学習の新たな獲得が阻害されることを報告している。これらの行動実験は、LTPが記憶・学習の基礎過程であることを示唆するものであるが、LTPの阻害と空間学習の阻害との間に直接的な因果関係があるかどうかはわからない。新しい学習に伴って可塑シナプスの変化が生ずるとしても、どのくらいの数のシナプスがどの程度に変わり得るか不明である。分子レベルから行動レベルにわたって記憶の謎を解明するためには、理論的なアプローチを含めて、総合的に取り組んで行く必要がある[44]。

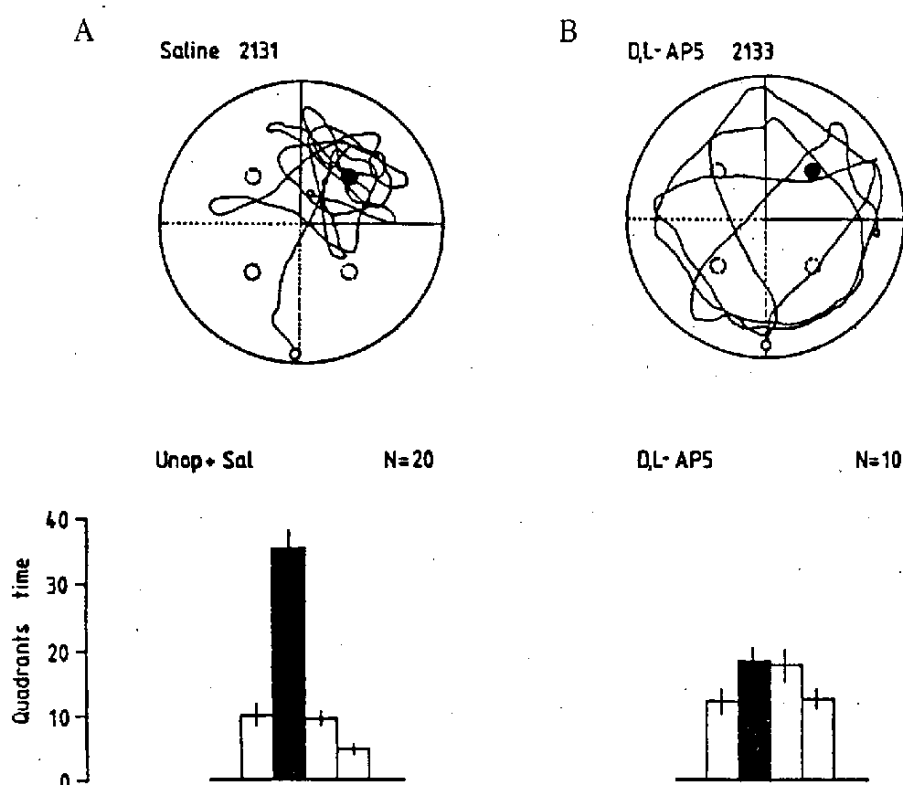


図3.17：ラット水迷路学習のAPV(N-Methyl-D-Aspartateの拮抗剤)による選択的阻害上、コントロール(生理食塩水注入)群およびAPV群ラットにおける標的到達までの平均的経路。APVラットでは経路に空間的バイパスがない。下、ラットがプールの各四半部(NW, NE, SE, SW)にいた時間のグループ平均(秒)。コントロール群では空間バイパスがある。

Barnes(1988)[15]による総説には、ラットを用いた海馬の破壊実験の結果が詳細に比較検討されている。まず問題とされているきは、working memory(作動記憶)とreference memory(参照記憶)の区別である。これは、記憶課題に必要とされる情報が1試行に特異的(trial-unique)なものか、多試行にわたって共通のものか(cross-trial)、という観点で分類したものであり、前者がworking memoryに、後者がreference memoryに対応する。Olton et al.(1979)[64]は、ラット海馬の破壊実験に基づいて、working memory(空間的か否かは問わない)を必要とするような行動に海馬が選択的に関与すると主張している。しかしながら、前述の空間航行課題はreference memoryに相当するのだから、この分類が

海馬の機能を限定するとは考えにくい。むしろ、空間的な学習のように、多数の手がかり刺激の連合が必要とされる場合に海馬が働いていると考えられる。単一の手がかりのみに基づく学習（水槽法でいうと台が水面上に視覚的に見える場合）には海馬は必須ではない。もう1つ興味ある指摘は、海馬の損傷と、課題のトレーニングの開始との時間関係である。海馬破損後にトレーニングを始めた場合には、空間学習の阻害効果が明確であるが、破壊前に始めた場合には、Olton et al. (1979) [64] の例を含めて結果が一定しない。この問題は、サルの行動実験においても論議を呼んでいる点なので、「③サルの行動実験—破壊実験—」で再び取り上げることにする。

ラットの海馬が空間学習に関与することは、記憶課題遂行中に海馬内の単一ニューロン活動を記録することによってすでに示されていた。O'Keefe & Conway (1978) [61] は、ラットがある環境内の特定の場所(place field)にいるときに発火するニューロンを背側海馬に見出し、これを場所細胞(place unit)と呼んでいる。T字状の迷路を実験室内で回転させて実験した場合、place field は迷路内に固定されているのではなく、迷路外にある手がかり物体(controlled cues)との位置関係に基づいて決まっていることが示された。さらに O'Keefe (1983) [60] は、迷路外の手がかりのある記憶試行(memory trials)の時も、手がかりのある感覚試行(perceptual trials)と同様のplace field で発火するニューロンを報告している。O'Keefe & Speakman (1987) [62] は、記憶試行に関するさらに詳細な結果を検討して、海馬の機能に関する次のような仮説を提唱した。まず、外界の不変な性質（物体の配置など）に基づいて、背景となる地図が作られる。次に感覚試行の結果として、迷路外の手がかり物体を結合した認識地図(cognitive map)が形成される。この2つの地図は、迷路を中心として相対的に回転できるものである（実際にそのような学習条件を与える）。記憶試行の時にこの回転の度合いを想起できれば、手がかり物体がなくとも背景のみから正しい方向がわかる。ただし、地図そのものが海馬に存在するのか、それとも大脳頭頂葉皮質に地図を作ったり読み出したりする際に海馬が使われるのかどうかは明らかでない。

海馬が非空間的な課題にも必要とされることは、ラットのみならずサルやヒトにおいても指摘されてきた。海馬は一般にある種の記憶表現(memory representation)の形成に必須なものであって、その1例として空間学習の課題における役割が観察されることが考えられる。Eichenbaum et al. (1990) [26] は、獲得された手がかり情報を新しい条件下に応用する能力—柔軟性(flexibility)—が、脳弓を切除したラットで損なわれることを示した。この実験は、水槽法の特徴を生かして、空間的な手がかりや泳ぎ始めの位置の変化に対する適応能力を調べたものである。空間航行課題のように、複数の手がかり間の関係表現(relational representation)が必要とされる過程において、海馬が必須であると彼らは述べている。

② サルの行動実験 —電気生理学—

サルを用いた行動実験は、ラットよりも高度な学習課題を与えることができるだけでなく、ヒトの健忘症を解析するための有効な動物モデルとして重視されている。サルで記憶障害を調べるために作られた課題のいくつかは、ヒトの健忘症のテストとしても有効である[89]。ここでは、まず電気生理学による最近の知見を紹介し、次に海馬の破壊実験を取

り上げてどのような記憶に対して海馬が必須であるのかを検討する。

ラットに限らずサルの海馬でも、空間認知と記憶過程に関与すると考えられるニューロンの存在が報告されている。Watanabe & Niki(1985)[100]は、左右に並んだ2つのランプのどちらが光ったかという空間的位置を記憶する遅延空間反応課題(delayed spatial response task)をサルに遂行させ、遅延期(3秒)に発火または抑制するニューロンを海馬(特に後部海馬のCA1)に見出した。また、ランプが左に付いた場合と右の場合とで、刺激提示期または遅延期に異なる反応性を示すニューロンが存在する。Cahusac et al.(1989)[21]は、空間的位置だけでなくそこに提示された刺激図形の両方を記憶するように求める記憶課題(object-place memory task)を用いている。この課題では、左右のいずれかに各試行ごとに新しい図形が見本刺激として提示され、遅延期の後に比較刺激が提示される。その時同じ図形が同じ位置に現れれば、サルは報酬のジュースを得る。比較刺激に異なる図形が現れたり、同じ図形でも異なる位置に現れた時にサルが反応すると食塩水が与えられるので、ジュースだけを飲むためには、見本刺激がどの位置に現れたかを覚えなければならない。その結果、前述の遅延空間反応課題と同様に、刺激の空間的位置またはその記憶に関連した反応性を示す海馬ニューロンが見出された。しかし、この2つの課題の両方に反応するニューロンはむしろ少なかった。

Rolls et al.(1989)[76]は、さらに複雑な再認課題(serial multiple object-place memory task)において、特徴的な海馬ニューロンを報告している[3]。この課題では、試行の開始を告げる信号音に続いて、サルの前のビデオモニター上で4分割(または9分割)されたうちの1区画に図形が提示される(図3.18)。以下、いろいろな図形が次々と様々な場所に提示される。サルはある図形を同じ位置で再び見た時に報酬のジュースを得るが、図形と場所の組合せが新しい場合には、サルが反応すると食塩水が与えられる。その結果、画面上のある特定の位置に図形が提示されたときにのみ発火する海馬ニューロンが見つかった。これらのニューロンの多くは、図形に対する選択性が弱く、空間的位置をコードするものと考えられる。また、ある図形(すでに他の位置に出ていて見覚えがあってもよい)が初めて特定の位置に提示された時に、強く発火するニューロンが見出された(図3.18A)。異なる位置では1回目と2回目の提示に対して差が認められないので(図3.18B)、この反応選択性は報酬の有無によるものではない。こうしたニューロンは、刺激図形と空間的位置の連合をコードして、その連合の新奇性と特定の場所との組合せに反応するのであろう。また、刺激図形そのものの新奇性に応ずるものや、新奇な図形と特定の場所との組合せに反応するニューロンが観察されている[21]。こうした事実は、海馬が学習の記録過程において機能し得ることを示唆している。

また、非空間的な再認課題としては、FR/DRO課題と呼ばれるものがある。この課題では、いくつかの刺激図形の対が用意されていて、サルの2種類の運動反応と対応付けられている。FR試行では画面を3回叩けば報酬が得られ、DRO試行では画面に触れなければ報酬が与えられる。Cahusac & Miyashita(1988)[19]およびMiyashita et al.(1989)[53]は、海馬の様々な場所から細胞外記録を行って、FR試行とDRO試行とで反応性の差を示すニューロンを得た。コントロール実験によると、この差は単に刺激図形や運動反応の違いのみに基づくものではない。これらのニューロンは、刺激-運動反応連合の記憶に関与するものと考えられる。さらに、FR/DRO課題の学習過程に伴って、海

馬の単一ニューロンの反応性が変化する事が確かめられている[3, 20]。したがって、海馬は空間記憶以外の連合学習にも十分関与し得るものである。

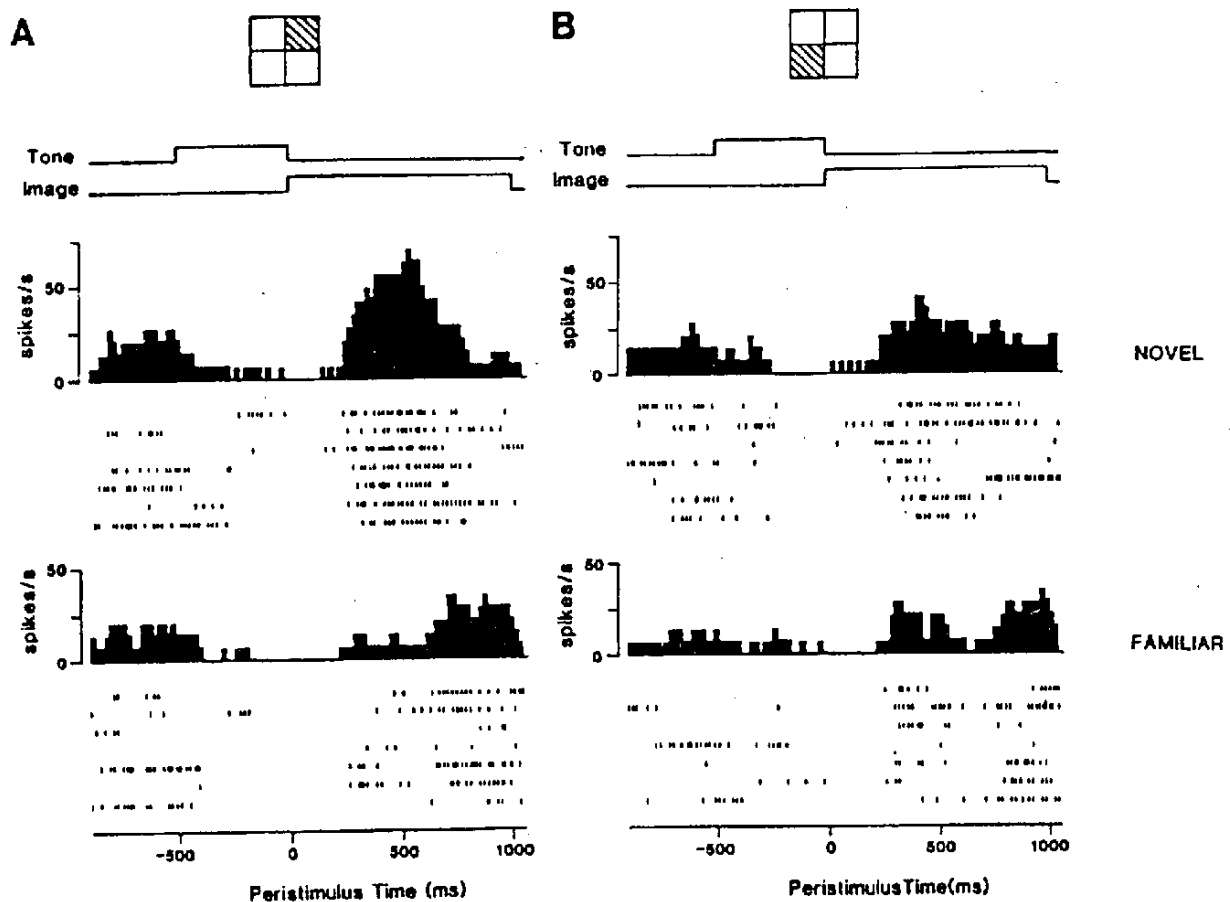


図3.18：対象物とその空間位置の組合せに反応するサル海馬ニューロン刺激が、最初に (Novel) または二回目 (Familiar) に異なった位置 (A, B) に提示されたときの発火のラスタグラムおよびヒストグラム。

③ サルの行動実験 —破壊実験—

ヒトの側頭葉性健忘に対する動物モデルとして、サルの海馬を切除した時の効果が調べられてきた。初期の報告によると、空間逆転課題 (spatial reversals; 2つの皿の左側に餌があることを覚えさせた後に逆転する) が阻害されるが、物体逆転課題 (object reversals; 2つの物体の一方の下に餌があることを覚えさせた後で逆転する) は阻害されない[41]。Mishkin(1978)[49] は、両側の海馬と扁桃核を共に切除した場合に、遅延非見本合わせ (delayed non-matching to sample: DNMS) 課題が著しく障害されることを見出し、明確な健忘症の再現に成功した。この課題は、各試行ごとに新しい物体を見本刺激としてサルに見せて、遅延期の後に2つの物体 (見本刺激と同じものと、異なる新しいもの) のうちから見本と異なる方を選択させるもので、再認記憶 (recognition memory) を調べることができる[51]。ここで、海馬の破壊をH、扁桃核の破壊をAと表し、周囲の組織が損傷を受けているときは文字の肩に+をつけて示すことにする[88]。この場合はH⁺ A⁺であり、障害の程度はH⁺ やA⁺ よりも重篤である。Murray & Mishkin(1984)[58]は、触覚で判断させるDNMS課題をサルに遂行させて、視覚課題と同様な阻害効果を得た。さらに

Murray & Mishkin (1986)[59] は、海馬と rhinal cortex (Zola-Morgan et al.(1989c) [11]によると、嗅内野全体と嗅周野の一部が含まれる)の同時切除 ($H^+ Rh$)において、 H^+ と同様に軽度な障害しか生じないが、rhinal cortex と扁桃核の同時切除 ($A^+ Rh$)では、 $H^+ A^+$ (結果的嗅内野全体は切除される)と同様な顕著な障害が生ずることを報告している。

しかし、海馬の単独切除だけで DNMS 課題に対する十分な障害が起こるという反論もある。遅延時間を長くしたり、複数の見本刺激を続けて提示したりすると、 H^+ では対照群よりも成績が悪くなる[42]。Zola-Morgan & Squire (1986)[106]は、Mishkin の研究室で手術を受けたサル(術前の訓練は受けていない)を含めて H^+ の効果を調べたところ、DNMS 課題の重い障害が生じたと報告している。彼等は、この一見矛盾した結果の説明として、手術前のサルの訓練の有無を指摘した。Mishkin らの実験では手術前に DNMS 課題の訓練を行っているが、Mahut et al.(1982)[42]や Zola-Morgan & Squire(1986)[106]の実験では手術後に訓練を開始している。しかしながら、課題の成績を単に正当率のみで比較して症状の重さを議論することには問題がある。それぞれの実験における対照群との比較によってのみ(訓練の程度、課題内容、手術条件等が一定した範囲において)、相対的な障害の程度が決められるからである。Ringo(1988)[71] は、こうした観点から双方のデータを解析し直して、記憶障害の程度に実質的な差がないことを結論している。この問題の解決が容易でないのは、learning setの獲得(Mackintosh(1983)を参照)と、課題が要求する見本刺激の記憶とが混在しているためである。手術前後での訓練を比較するといった行動上のパラダイムで、この2つが分離できるかどうかが焦点であり、その上でデータを再検討する必要がある。

H^+ が $H^+ A^+$ よりも症状が軽度である点に関しては、双方の見解は一致しているが[49, 109]、切除部位がどの程度限定されているかという技術的問題も指摘されてきた。Zola-Morgan et al.(1989b)[110]の実験によると、電気凝固法によって周囲の皮質を損傷することなく両側の扁桃核を破壊した結果 (A)、記憶課題の成績は正常であった。また、同様の扁桃核の破壊に加えて海馬を同時に切除した場合 ($H^+ A$) は、DNMS 課題等の記憶課題の障害が観察されたが、 H^+ の障害の程度と変わらなかった[88]。さらに Zola-Morgan et al.(1989c) [111] は、海馬や扁桃核に損傷を与えずに両側の嗅周野と海馬傍回(図3.15)を切除して、 $H^+ A^+$ と同程度の顕著な記憶課題の障害を見出した。したがって、 $H^+ A^+$ が H^+ よりも重症である原因は、扁桃核自身にあるのではなく、その周辺の皮質にあることになる。Murray & Mishkin(1986)[59]の結果に対しては、 $A^+ Rh$ の方が $H^+ Rh$ よりも嗅周野の損傷が広範であることで説明できる。まとめると、両側の側頭葉内側部の損傷によって生ずる重篤な記憶障害は、海馬領域および嗅周野・海馬傍回に起源がある。

Zola-Morgan & Squire (1984)[104]は、 $H^+ A^+$ のサルが、運動等の技能を要する課題において障害を示さないことを報告している。しかし、ヒトの健忘症で阻害されるようないくつかの記憶課題(DNMS 課題を含む)に対しては、前述のように著しい障害が観察される[105]。Parkinson et al.(1988)[65]の実験では、前述の object-place memory task と同様な記憶課題をサルに覚えさせた後に両側海馬の切除 (H^+)を行い、対照物—場所連合の記憶のみならず、場所だけの記憶も損なわれることを示した。この結果は、

海馬の単一ニューロンの記録から得られる知見とよく対応する。なお、視覚再認記憶における海馬の役割については、Mishkin(1982)[50] および宮下(1988)[5] の総説や、Iwai & Mishkin(1990)[35]による最近のモノグラフを参照していただきたい。

海馬の出力経路の1つである脳弓を切断すると、ある種の記憶障害が生ずることが知られている[28, 4]。前述のFR/DRO課題は、その一例である[78]。一方、脳弓の切断はDNMS課題を一過性に障害するだけで、 H^+ で阻害される他の記憶課題では正常と変わらない[57, 42, 109]。脳弓を介した海馬の入出力系は、大脳皮質と相互作用する記憶システムとは異なった役割を担っていると考えられるが、今のところは詳しいことはわかっていない。

④ サルの行動実験における逆行性健忘

記憶障害は、病因の生ずる以前のことを忘れる逆行性健忘(retrograde amnesia)と、病因の生じた以後のことが覚えられない前向性健忘(anterograde amnesia)に分けられる。これまで述べてきた海馬の損傷に伴う記憶障害は、すべて前向性健忘の例であった。海馬の機能を推論するためには、逆行性健忘の生ずる時間スケールの決定が重要である。Zola-Morgan & Squire(1990)[107]は、サルに対象物識別課題(object discrimination task)を手術の16, 12, 8, 4, 2週間前から覚えさせて(各時期に20対、計100対の物体を用いる)、 H^+ による逆行性健忘の効果を調べた。この課題は、一対の物体のどちらに報酬のレーズンが隠してあるかを当てさせるもので物体に対する識別能力を調べることができる(図3.19A)。物体の提示場所を左右入れ替えながら1日2対ずつ学習させ、手術2週間してからテストを行う。その結果を図3.19Bに示した。正常群(N)は、古い物ほど覚えていないという通常の忘却曲線に従う。一方 H^+ は、手術直前に覚えた物体に対する成績が著しく悪かった。もっと古い記憶については対照群と差がなく、むしろ手術直前と比べて成績が良い。 H^+ と正常群の間に差のある期間が、海馬の障害によって記憶の保持が影響を受け易い時間に対応する。なお、手術後にこの課題を教えた場合にも、 H^+ で障害がみられる[109]。これらの結果は、学習時および学習後のある限られた時間でのみ、海馬が記憶の貯蔵に使われることを示唆している。

この実験の意義は、海馬領域の破壊に伴う逆行性健忘の時間依存性を明らかにしたことにある。病因の生じる直前の記憶の方が古い記憶よりも障害され易いという現象は、脳に強い衝撃を受けた場合(脳震盪や電撃療法等)の記憶障害(traumatic amnesia)として既に知られているが、損傷部位を特定できないという難点があった。

Mishkin et al.(1989)[52]は、サルの破壊実験($H^+ A^+$)において、逆行性健忘に関する先駆的な報告をしている。この実験では、同様な対象物識別課題(1セット20対の物体を1日に1回だけ提示し、これをある程度できるようになるまで毎日繰り返す)を用いている。手術前に学習させたセットについて手術後にテストしたところ、正常なサルは、ほとんど完璧に覚えていたが、 $H^+ A^+$ のサルは学習効果がみられなかった(逆行性健忘)。しかし、新しいセットに対する学習能力に関しては、手術の影響を受けないと彼らは述べている。一方、 $H^+ A^+$ がこの課題の学習を阻害するという報告があり[104, 105]、一見矛盾しているようだがそうではない。それは、物体の対を覚えさせる時間スケールが両者で異なっており、成績の評価基準も異なるからである。新しい記憶学習が成立していく初期の過程に注目すれば、正常群と比較して $H^+ A^+$ および H^+ に阻害効果が現れるのは確

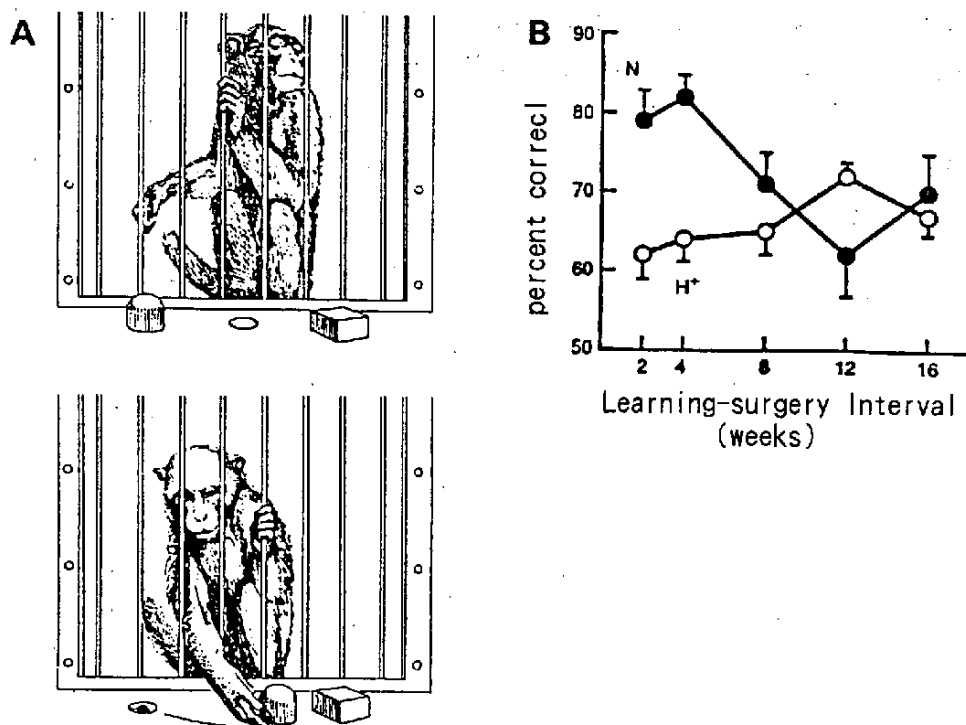


図3.19：記憶貯蔵において海馬の役割が時間的に限定されている証拠
A、対象物識別課題。B、記憶後一定期間後に海馬を切除したサルにおける対象物識別課題の正当率（本文参照）。

かである。また、 H^+ A^+ については、重い逆行性健忘が確認されたが、その時間依存性はわからなかった[79]。Zola-Morgan & Squire(1990)[107] は、正常なサルが学習に要する最小限の試行回数を設定した上で、 H^+ について実験を行い、時間依存性を示したのである。

⑤ ヒトの健忘症と海馬の役割

ヒトの側頭葉性健忘の症例として、H. A. という頭文字で知られる患者は最も有名である。彼は、てんかんの治療のために両側の側頭葉内側部を切除された後で、重篤な全般性健忘 (global amnesia) に陥った[81]。切除部位は、海馬や扁桃核および海馬傍回などを含んでいる[80]。最も典型的な症状は前向き健忘で、手術以降の新しい出来事を記憶することがほとんどできない。手術以前の約3年間については部分的な逆行性健忘が見られるが、それより昔の記憶は正常で、人格や一般的な知性に関しては障害が認められなかった。H. M. は、手術後の30数年にわたって詳細な心理学的検査を受けており、遅延見本合わせ課題や空間記憶課題等の障害は顕著であるが、技能学習のように障害を受けないものもあることが明らかになった[48, 47, 82]。Milner(1968)[46]は、選択的に阻害されているのは短期記憶から長期記憶への移行過程であると述べている。この他にも、側頭葉の切除に伴う多くの記憶障害の症例が報告されている[66, 67]。

最近、一時的な虚血のため海馬のCA1に局限した病変を持つ症例が報告された[106]。このR. B. という頭文字で知られる患者は、H. M. と比べると症状は軽いが、顕著な前向き健忘を示した。逆行性健忘については、術前1～2年に局限して起こる可能性があ

るが、検査方法の困難さにより特定できなかった。R. B. は、亡くなるまでの5年間に詳しい検査を受けたが、記憶以外の知覚障害は見出されなかった。図3. 20は、複雑な図形を模写させてから10～20分後に再生させた例で、著しい記憶障害が認められる。この貴重な症例は、海馬のCA1に限局した両側の損傷が、記憶障害を引き起こすのに十分であることを示している。

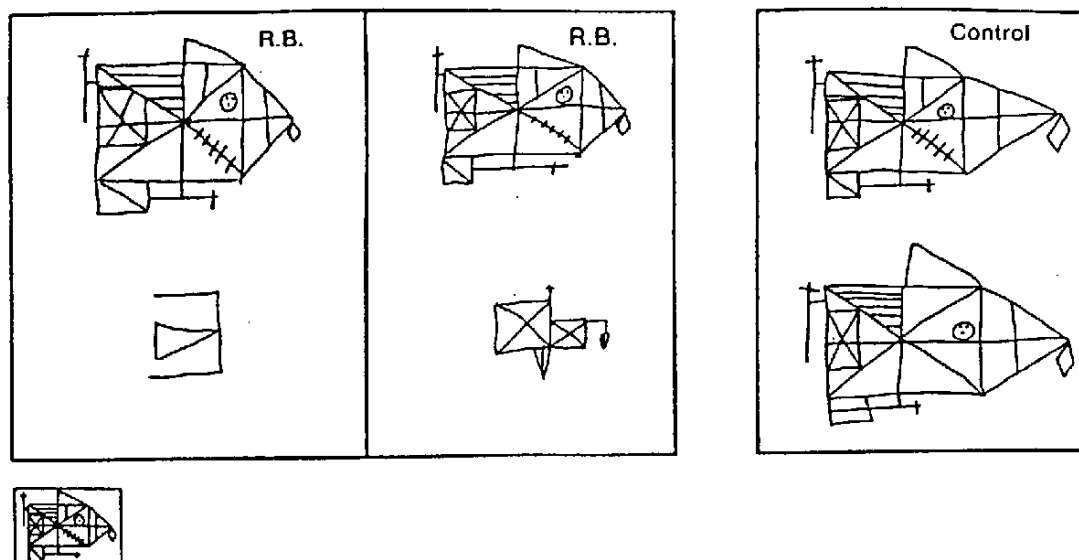


図3. 20：患者R. B. における前向き健忘

レイーオステライト図形（左下）をみながら写す能力は障害されていないが、数十分後記憶から再生すると顕著な前向き健忘を示す。右は、正常コントロールにおけるテスト結果。

Cohen & Squire (1980)[22] は、健忘症の事例を比較検討して、記憶を陳述的記憶(declarative memory)と手続的記憶(procedural memory)に分類した。両側側頭葉性健忘や間脳性健忘(乳頭体や視床内側部の病変による)では、技能学習のような手続的記憶は正常と変わらないが、事実や出来事のような陳述的記憶が障害を受ける。なお、最近の記憶の分類では、陳述的記憶と非陳述的記憶(nondeclarative memory)に分けて、後者に手続的記憶等を含めるといった若干の変化がある[88]。Squire(1981)[83]は、間脳性健忘(アルコール性のKorsakoff 症候群を含む)では忘却率が正常であるのに、側頭葉性健忘では急速に忘却が生ずるということに注目した。間脳性健忘は、記憶情報の初期の符号化における障害を反映しており、側頭葉性健忘は、符号化に続く記憶の固定化の過程が障害されるものと考えられる[84]。他に、Tulving(1988)によるエピソード記憶(episodic memory)と意味記憶(semantic memory)の分類があるが、前者は個人的な出来事の記憶で、後者は普遍的な事実や知識の記憶であり、どちらも陳述的記憶に属するものである。健忘症においては、エピソード記憶の方が意味記憶よりも重い障害を受け易いと言われている[23]。エピソード記憶は、複数の情報を統合し、各要素を連想によって結びつけて形成される。海馬における情報処理は、このエピソード記憶の固定化に十分寄与し得るであろう。

記憶障害の評価には、逆行性健忘の解析が必須である。逆行性健忘は、記憶の貯蔵

(storage) そのものに障害がある場合と、正常な記憶情報の検索(retrieval) 機能に以上がある場合の2つの可能性がある。Squire et al. (1989b) [91] は、意味記憶に関する逆行性健忘のテスト(歴史上の出来事や有名人の顔と名前を再生または再認させる)を用いて一般に最近の情報の方が古い記憶よりも障害を受け易いということを示した。この報告は、ヒント(同じ設問を繰り返す効果)を与えても重い出せないという事実から、記憶情報自体が損失されることを示唆しているが、ヒントの与え方が適切であったかという問題を含めて、再検討すべき余地がある。エピソード記憶の逆行性健忘については、個人的な生活史を客観的に評価するのが難しい。今後の研究の進歩が待たれるところである。

⑥ ヒトの記憶障害をめぐって

ここでは、臨床的な立場から、海馬の損傷と記憶障害に関する最近の動向を紹介しよう。医療技術の進歩の中でも特に目ざましいのが、非侵襲的に脳を見る方法である。Press et al. (1989) [68] は、高分解能のMRI (magnetic resonance imaging)を用いて、健忘症患者の海馬の形態異常を報告している。これに加えて、間脳性健忘症患者における乳頭体の収縮も確認されている[92]。将来、健忘症の正確な同定や、記憶障害の定量的な比較が可能になることが期待される。

てんかん患者の側頭葉内側部(海馬・扁桃核・海馬傍回)に臨床的に設置した深部電極より、単一ニューロン活動が記録されている[30]。患者に20個の単語または顔写真のリストを覚える再認記憶課題を遂行させながら記録を行ったところ、特定の単語の提示直後(潜時 300~500ms)に選択的に反応するニューロンが見出された。また、大脳新皮質由来の事象関連電位(event-related potentials)を同時に記録したところ、海馬のニューロン活動と相関のある変化が観察された。これらの結果は、ヒトの高次認知機能を細胞レベルで解析した点において、画期的な意義を持っている。

一口に記録障害と言っても、原因や症状は多岐にわたる。両側の海馬に限局した損傷による記憶障害は、海馬の機能を考えるうえでたいへん貴重であるが、最近新たな報告が現れている[99]。また、単純ヘルペス脳炎後遺症も海馬性健忘症候群に含まれ、その特異的な病態様式が注目されている[24, 25]。脳梁膨大後部(retrosplenial region)の損傷に伴う健忘症(retrosplenial amnesia)は、嗅内野への入力系の異常として、今後の研究対象になるであろう[98]。

脳弓の損傷に関する臨床例において、記憶障害との相関は一様でない。軽度の記憶障害の例もあれば、否定的な報告もある[16]。ラットの行動実験では、海馬の破壊と脳弓の切断が明確に区別されているとはいえないが、サルでは、「③サルの行動実験—破壊実験—」のように学習課題に依存した結果が得られている。脳弓を介した海馬の入出力系は、大脳皮質と相互作用する記憶システムと比較して、系統発生的に古い機能を反映しているかもしれない。このように系統発生的な知見から、ラット・サル・ヒトの海馬の構造と機能を比較してみることは興味深い[77]。基本的には種差を越えた普遍的な働きを海馬は持っており、大脳新皮質の深化に伴って様々な機能が付与されたと考えるのが自然であろう。脳の進化的側面に関しては、エックルス(1990) [1] の最近の著書を参照していただきたい。

老年痴呆のAlzheimer 病は、多くの脳内領域におけるニューロンの機能障害と関連しているが[69, 97]、海馬(特に海馬台と嗅内野)の損傷も顕著に生じている場合があり、初

期の兆候の1つである記憶障害の原因となっている可能性が示唆されている[31]。老年痴呆の動物モデルとしては、胎児ラットの中隔-対角帯領域（コリン作動性ニューロンに富む）を老齢ラットに移植すると、水槽法（「①ラットの行動実験」参照）の成績に改善効果が見られるという報告がある[29]。しかしこの例では、線維の伸長と学習成績との間に明確な相関が認められていないので、移植に伴う効果を明らかにするような実験が是非とも必要である。こうした脳移植法の進歩が、実際の治療に貢献し得る段階にまで発展していくことを期待したい[27]。

（3）おわりに

Milner(1972)[47]は、側頭葉性健忘の知見（「⑤ヒトの健忘症と海馬の役割」）を総合して次のように結論した。両側の海馬の損傷は、一過性の記憶情報が長期的な脳内表現を獲得するのに必須な、固定化(consolidation)の過程を選択的に阻害する。また、逆向性健忘の時間依存性から、海馬の必要とされる時間が有限であることが明らかにされた（「④サル の行動実験における逆向性健忘」）。したがって、海馬の機能する時間は、短期記憶から長期記憶への固定化の過程に対応するであろう。固定化の段階を経た後では、大脳皮質に記憶痕跡が形成されて、海馬は記憶の保持に必要でなくなる。記憶の固定化は、一定の時間スケールを持って自動的に進行するものではなく、記憶条件（記憶内容・注意の水準・リハーサルの程度・干渉効果等）に応じて変化するものであり、長期的な陳述的記憶の動的な特徴であると言えよう[85]。「(1) 海馬の神経回路網」の知見から、固定化の課程では海馬において再符号化(recoding)が進行していると予想される。海馬内の情報処理において、自己連想型の神経回路網が重要な役割を果たしており（「③海馬の記憶制御モデル」、その可塑システムの分子的基盤には、神経回路の部位に特異的なLTPおよびLTDがある。

以上の知見より、海馬は、記憶の固定化における記憶制御装置として働くと考えることができる。

[参考文献]

- [1] エックルス JC (伊藤正男 訳): 脳の進化, 東京大学出版会, 東京 (1990).
- [2] 石塚典生: 海馬皮質の構造と問題点, 脳神経, 41 : p.753-770 (1989).
- [3] 宮下保司: 海馬の機能, 科学, 55 : p.423-432 (1985a).
- [4] 宮下保司: 海馬は本当に記憶装置なのか, 生体の科学 36 : p.636-640 (1985b).
- [5] 宮下保司: 視覚再認記憶のニューロン機構, 一側頭葉新皮質と海馬一, 神経進歩, 32 : p.553-565 (1988).
- [6] 二本宏明: 脳と記憶, 一その心理学と生理学一, 共立出版, 東京 (1989).
- [7] 酒井邦嘉・宮下保司: 分子—海馬—記憶, 一第 I 部: 可塑シナプスの分子機構をめぐって一, 脳神経, 42 : P.1017-1029 (1990).
- [8] 酒田英夫: 記憶は脳のどこにあるか, 岩波書店, 東京 (19897).
- [9] Amaral, D.G.: Memory : anatomical organization of candidate brain regions, pp.211-294 (Plum F : Handbook of physiology, Section1 : The nervous system, vol.V : Higher functions of the brain, part 1, American Physiological Society, Bethesda, 1987).
- [10] Amaral, D.G., Witter, M.P.: The three-dimensioal organization of the hippocampal fornation: a review of anatomical data, Neuroscience 31: 571-591 (1989).
- [11] Amaral, D.G., Insausti, R., Cowan, W.M.: The commissural connections of the monkey hippocampal formation, J Comp Neurol 224: 307-336 (1984).
- [12] Amaral, D.G., Insausti, R., Cowan, W.M.,: The entorhinal cortex of the monkey: I. Cytoarchitectonic organization, J Comp Neurol 264: 326-355 (1987).
- [13] Amaral, D.G., Ishizuka, N., Claiborne, B.: Neurons, numbers and the hippocampal network. Prog Brain Res 83: 1-11 (1990).
- [14] Andersen, P., Bliss, T.V.P., Skrede, K.K.: Lamellar organization of hippocampal excitatory pathways, Exp Brain Res 13: 222-238 (1971).
- [15] Barnes, C.A.: Spatial learning and memory processes: the search for their neurobiological mechanisms in the rat, Trends Neurosci 11: 163-169 (1988).
- [16] Brodal, A.: Neurological anatomy in relation to clinical medicine, 3rd ed., Oxford Univ. Press, New York (1981).
- [17] Brown, T.H., Zador, A.M.: Hippocampus, pp.346-388 (Shepherd GM: The synaptic organization of the brain, Oxford Univ. Press, New York, 1990).
- [18] Brown, T.H., Kairiss, E.W., Keenan, C.L.: Hebbian synapses: biophysical mechanisms and algorithms, Ann Rev Neurosci 13: 475-511 (1990).
- [19] Cahusac, P.M.B., Miyashita, Y.: Hippocampal activity related to the processing of single sensory-motor associations, Neurosci Lett 90: 265-272 (1988).
- [20] Cahusac, P.M.B., Rolls, E.T., Miyashita, Y., Niki, H.: Modifications of unit activity during learning in the primate hippocampus, Neurosci Lett S24: S29 (1986).
- [21] Cahusac, P.M.B., Miyashita, Y., Rolls, E.T.: Responses of hippocampal formation neurons in the monkey related spatial response and object-place memory tasks, Behav Brain Res 33: 229-240 (1989).

- [22] Cohen, N. J., Squire, L. R. : Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that, *Science* 210: 207-210 (1980).
- [23] Damasio, A. R. : The anatomic basis of memory disorders, *Sem Neurol* 4: 223-225 (1984).
- [24] Damasio, A. R., Van Hoesen, G. W. : The limbic system and the localization of herpes simplex encephalitis, *J Neurol Neurosurg Psychiatr* 48: 297-301 (1985).
- [25] Damasio, A. R., Eslinger, R. J., Damasio, H., van Hoesen, G. W., Cornell, S. : Multimodal amnesic syndrome following bilateral temporal and basal forebrain damage, *Arch Neurol* 42: 242-259 (1985).
- [26] Eichenbaum, H., Stewart, C., Morris, R. G. M. : Hippocampal representation in place learning, *J Neurosci* 10: 3531-3542 (1990).
- [27] Fine, A. : Transplantation in the central nervous system, *Sci Am* 255 (2) : 42-50 (1986).
- [28] Gaffan, D. : Hippocampus: memory, habit and voluntary movement, *Phil Trans R Soc Lond B* 308: 87-99 (1985).
- [29] Gage, F. H., Björklund, A., Stenevi, U. : Intrahippocampal septal grafts ameliorate learning impairments in aged rats, *Science* 225: 533-536 (1984).
- [30] Heit, G., Smith, M. E., Halgren, E. : Neural encoding of individual words and faces by the human hippocampus and amygdala, *Nature* 333: 773-775 (1988).
- [31] Hyman, B. T., Van Hoesen, G. W., Damasio, A. R., Barnes, C. L. : Alzheimer's Disease: Cell-specific pathology isolates the hippocampal formation, *Science* 225: 1168-1170 (1984).
- [32] Insausti, R., Amaral, D. G., Cowan, W. M. : The entorhinal cortex of the monkey: II. Cortical afferents, *J Comp Neurol* 264: 356-395 (1987a).
- [33] Insausti, R., Amaral, D. G., Cowan, W. M. : The entorhinal cortex of the monkey: III. Subcortical afferents. *J Comp Neurol* 264: 396-408 (1987b).
- [34] Ishizuka, N., Weber, J., Amaral, D. G. : Organization of intrahippocampal projections originating from CA3 pyramidal cells in the rat, *J Comp Neurol* 295: 580-623 (1990).
- [35] Iwai, E., Mishkin, M. : Vision, memory, and the temporal lobe: proceedings of the Tokyo symposium on vision, memory, and the temporal lobe, held march 16-17, 1989 in Tokyo, Japan. Elsevier, New York (1990).
- [36] Iwai, E., Yukie, M. : A direct projection from hippocampal field CA1 to ventral area TE of inferotemporal cortex in the monkey, *Brain Res* 444: 397-401 (1988).
- [37] Köhler, C. : Intrinsic connections of the retrohippocampal region in the rat brain, II. The medial entorhinal area, *J Comp Neurol* 246: 149-169 (1986).
- [38] Kohonen, T. : Self-organization and associative memory, 3rd ed. Springer-Verlag. Berlin (1989).

- [39] Kohonen, T., Lehtio, P., Rovamo, J., Hyvärinen, J., Bry, K., Valino, L. :
A principle of neural associative memory, *Neuroscience* 2: 1065-1076 (1977).
- [40] Mackintosh, N. J. : Conditioning and associative learning, Clarendon Press,
Oxford (1983).
- [41] Mahut, H. : Spatial and object reversal learning in monkeys with partial
temporal lobe ablations, *Neuropsychologia* 9: 409-424 (1971).
- [42] Mahut, H., Zola-Morgan, S., Moss, M. : Hippocampal resections impair associative
learning and recognition memory in the monkey, *J Neurosci* 2: 1214-1229 (1982).
- [43] Marr, D. : Simple memory: a theory for archicortex, *Phil Trans R Soc Lond B* 262:
23-81 (1971).
- [44] McNaughton, B. L., Morris, R. G. M. : Hippocampal synaptic enhancement and information
storage within a distributed memory system, *Trends Neurosci* 10: 408-415 (1987).
- [45] McNaughton, B. L., Barnes, C. A., Rao, G., Baldwin, J., Rasmussen, M. : Longterm
enhancement of hippocampal synaptic transmission and the acquisition of spatial
information, *J Neurosci* 6: 563-571 (1986).
- [46] Milner, B. : Disorders of memory after brain lesions in man, Preface: material-
specific and generalized memory loss, *Neuropsychologia* 6: 175-179 (1968).
- [47] Milner, B. : Disorders of learning and memory after temporal lobe lesions in
man, *Clin Neurosurg* 19: 421-446 (1972).
- [48] Milner, B., Corkin, S., Teuber, H-L. : Further analysis of the hippocampal
amnesic syndrome: 14-year follow-up study of H.M. *Neuropsychologia* 6: 215-234
(1968).
- [49] Mishkin, M. : Memory in monkeys severely impaired by combined but not by separate
removal of amygdala and hippocampus, *Nature* 273: 297-298 (1978).
- [50] Mishkin, M. : A memory system in the monkey, *Phil Trans R Soc Lond B* 298: 85-95
(1982).
- [51] Mishkin, M., Appenzeller, T. : The anatomy of memory, *Sci Am* 256 (6): 62-71 (1987).
- [52] Mishkin, M., Spiegler, B. J., Saunders, R. C., Malamut, B. L. : An animal
model of global amnesia pp 235-247 (Corkin, S., Davis, K. L., Growdon, J. H., Usdin, E.,
Wurtman, R. J. : Alzheimer's disease: a report of progress in research,
Raven Press, New York, 1982) .
- [53] Miyashita, Y., Rolls, E. T., Cahusac, P. M. B., Niki, H., Feigenbaum J. D. : Activity of
hippocampal formation neurons in the monkey related to a conditional spatial
response task, *J Neurophysiol* 61: 669-678 (1989).
- [54] Morris, R. G. M. : Synaptic plasticity and learning: selective impairment of
learning in rats and blockade of long-term potentiation in vivo by the N-methyl-
D-aspartate receptor antagonist AP5, *J Neurosci* 9: 3040-3057 (1989).
- [55] Morris, R. G. M., Garrud, P., Rawlins, J. N. P., O'Keefe, J. : Place navigation impaired
in rats with hippocampal lesions, *Nature* 297: 681-683 (1982).
- [56] Morris, R. G. M., Anderson, E., Lynch, G. S., Baudry, M. : Selective impairment of

- learning and blockade of long-term potentiation by an N-methyl-D-aspartate receptor antagonist, AP5, *Nature* 319: 774-776 (1986).
- [57] Moss, M., Mahut, H., Zola-Morgan, S.: Concurrent discrimination learning of monkeys after hippocampal, entorhinal, or fornix lesions, *J Neurosci* 1: 227-240 (1981).
 - [58] Murray, E. A., Mishkin, M.: Severe tactual as well as visual memory deficits follow combined removal of the amygdala and hippocampus in monkeys, *J Neurosci* 4: 2565-2580 (1984).
 - [59] Murray, E. A., Mishkin, M.: Visual Recognition in monkeys following rhinal cortical ablations combined with either amygdectomy or hippocampectomy, *J Neurosci* 6: 1991-2003 (1986).
 - [60] O'Keefe, J.: Spatial memory within and without the hippocampal system. pp 375-403 (Seifert, W.: *Neurobiology of the hippocampus*, Academic Press, London, 1983).
 - [61] O'Keefe, J., Conway, D. H.: Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire, *Exp Brain Res* 31: 573-590 (1978).
 - [62] O'Keefe, J., Speakman, A.: Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task, *Exp Brain Res* 68: 1-27 (1987).
 - [63] Olton, D. S., Walker, J. A., Gage, F. H.: Hippocampal connections and spatial discrimination, *Brain Res* 139: 295-308 (1978).
 - [64] Olton, D. S., Becked, J. T., Handelsmann, G. E.: Hippocampus, space, and memory, *Behav Brain Sci* 2: 313-365 (1979).
 - [65] Parkinson, J. K., Murray, E. A., Mishkin, M.: A selective mnemonic role for the hippocampus in monkeys: memory for the location of objects, *J Neurosci* 8: 4159-4167 (1988).
 - [66] Penfield, W., Milner, B.: Memory deficit produced by bilateral lesions in the hippocampal zone, *A.M.A. Arch Neurol Psychiatr* 79: 475-497 (1958).
 - [67] Petrides, M.: Deficits on conditional associative-learning tasks after frontal- and temporal-lobe lesions in man, *Neuropsychologia* 23: 601-614 (1985).
 - [68] Press, G. A., Amaral, D. G., Squire, L. R.: Hippocampal abnormalities in amnesic patients revealed by high-resolution magnetic resonance imaging, *Nature* 341: 57-57 (1989).
 - [69] Price, D. L.: New perspectives on Alzheimer's disease, *Ann Rev Neurosci* 9: 489-512 (1986).
 - [70] Ramon y Cajal S.: *Studies on the human cerebral cortex IV: structure of the olfactory cerebral cortex of man and mammals*, 1902, pp 289-362 (DeFelipe, J., Jones, E. G.: *Cajal on the cerebral cortex: an annotated translation of the complete writings*, Oxford Univ. New York, 1988).
 - [71] Ringo, J. L.: Seemingly discrepant data from hippocampectomized macaques are reconciled by detectability analysis, *Behav Neurosci* 102: 173-177 (1988).
 - [72] Rolls, E. T.: Information representation, processing, and storage in the brain:

- analysis at the single neuron level, pp 503-540 (Changeux, J.P., Konishi, M.: The neural and molecular bases of learning, Wiley, Chichester, 1987).
- [73] Rolls, E.T.: Functions of neuronal networks in the hippocampus and neocortex in memory, pp 240-265 (Byrne, J.H., Berry, W.O.: Neural models of plasticity: experimental and theoretical approaches, Academic Press, San Diego, 1989a).
 - [74] Rolls, E.T.: Parallel distributed processing in the brain: implications of the functional architecture of neuronal networks in the hippocampus, pp 286-308 (Morris, R.G.M.: Parallel distributed processing: implications for psychology and neurobiology, Clarendon Press, Oxford, 1989b).
 - [75] Rolls, E.T.: The representation and storage of information in neuronal networks in the primate cerebral cortex and hippocampus, pp 125-159 (Durbin, R., Miall, C., Mitchison, G.: The Computing Neuron, Addison Wesley Reading, 1989c).
 - [76] Rolls, E.T., Miyashita, Y., Cahusac, P.M.B., Kesner, R.P., Niki, H., Feigenbaum, J.D.: Hippocampal neurons in the monkey with activity related to the place in which a stimulus is shown, *J Neurosci* 9: 1835-1845 (1989).
 - [77] Rosene, D.L., Van Hoesen, G.W.: The hippocampal formation of the primate brain: a review of some comparative aspects of cytoarchitecture and connections, pp 345-456 (Jones, E.G., Peters, A.: Cerebral Cortex, vol. 6: Further aspects of cortical function, including hippocampus, Plenum Press, New York, 1987).
 - [78] Rupniak, N.M.J., Gaffan, D.: Monkey hippocampus and learning about spatially directed movements, *J Neurosci* 7: 2331-2337 (1987).
 - [79] Salmom, D.P., Zola-Morgan, S., Squire, L.R.: Retrograde amnesia following combined hippocampus-amygdala lesions in monkeys, *Psychobiology* 15: 37-47 (1987).
 - [80] Scoville, W.B.: Amnesia after bilateral medial temporal-lobe excision: introduction to case H.M. *Neuropsychologia* 6: 211-213 (1968).
 - [81] Scoville, W.B., Milner, B.: Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions, *J Neurol Neurosurg Psychiat* 20: 11-21 (1957).
 - [82] Smith, M.L., Milner, B.: The role of the right hippocampus in the recall of spatial location, *Neuropsychologia* 19: 781-793 (1981).
 - [83] Squire, L.R.: Two forms of human amnesia: an analysis of forgetting, *J Neurosci* 1: 635-640 (1981).
 - [84] Squire, L.R.: The neuropsychology of human memory, *Ann Rev Neurosci* 5: 241-273 (1982).
 - [85] Squire, L.R.: Mechanisms of memory, *Science* 232: 1612-1619 (1986).
 - [86] Squire, L.R.: Memory: neural organization and behavior, pp 295-371 (Plum, F.: Handbook of physiology, Section 1: The nervous system, vol. V: Higher functions of the brain, part 1, American Physiological Society, Bethesda, 1987a).
 - [87] Squire, L.R.: Memory and Brain. Oxford Univ. Press, New York (1987b).
 - [88] Squire, L.R., Zola-Morgan, S.: Memory: brain systems and behavior, *Trends Neurosci* 11: 170-175 (1988).

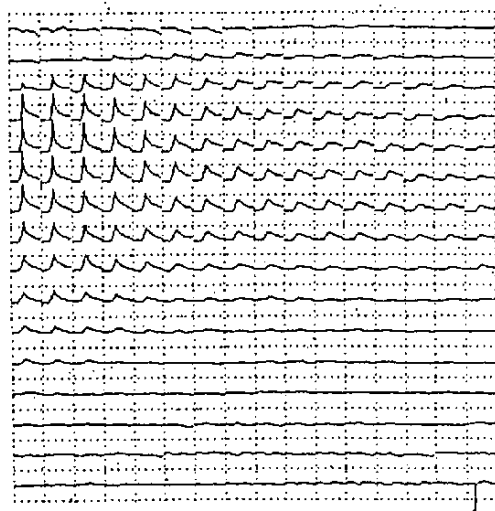
- [89] Squire, L.R. : Zola-Morgan, S., Chen, K.S. : Human amnesia and animal models of amnesia performance of amnesic patients on tests designed for the monkey, *Behav Neurosci* 102: 210-221 (1988).
- [90] Squire, L.R., Shimamura, A.P., Amaral, D.G. : Memory and the hippocampus, pp 208-239 (Byrne, J.H., Berry, W.O. : Neural models of plasticity: experimental and theoretical approaches, Academic Press, San Diego, 1989a).
- [91] Squire, L.R., Haist, F., Shimamura, A.P. : The Neurology of memory: quantitative assessment of retrograde amnesia in two groups of amnesic patients, *J Neurosci* 9: 828-839 (1989b).
- [92] Squire, L.R., Amaral, D.G., Press, G.A. : Magnetic resonance imaging of the hippocampal formation and mammillary nuclei distinguish medial temporal lobe and diencephalic amnesia, *J Neurosci* 10: 3106-3117 (1990).
- [93] Suzuki, W.A., Amaral, D.G. : Cortical inputs to the CA1 field of the monkey hippocampus originate from the perirhinal and parahippocampal cortex but not from area TE, *Neurosci Lett* 115: 43-48 (1990).
- [94] Teyler, T.J., DiScenna, P. : The hippocampal memory indexing theory, *Behav Neurosci* 100: 147-154 (1986).
- [95] Tulving, E. : Elements of episodic memory, Clarendon Press, Oxford (1983).
- [96] Van Hoesen, G.W. : The parahippocampal gyrus: new observations regarding its cortical connections in the monkey, *Trends Neurosci* 5: 345-350 (1982).
- [97] Van Hoesen, G.W., Damasio, A.R. : Neural correlates of cognitive impairment in Alzheimer's disease, pp 871-898 (Plum, F. : Handbook of physiology, Section 1 : The nervous system, vol. V: Higher functions of the brain, part 2, American Physiological Society, Bethesda, 1987) .
- [98] Valenstein, E., Bowers, D., Verfaellie, M., Heilman, K.M.M., Day, A., Watson, R.T. : Retrosplenial amnesia, *Brain* 110: 1631-1646 (1987).
- [99] Victor, M., Agamanolis, D. : Amnesia due to lesions confined to the hippocampus: a clinical-pathologic study, *J Cognitive Neurosci* 2 : 246-257 (1990).
- [100] Watanabe, T., Niki, H. : Hippocampal unit activity and delayed response in the monkey, *Brain Res* 325: 241-254 (1985).
- [101] Witter, M.P., Groenewegen, H.J. : Laminar origin and septotemporal distribution of entorhinal and perirhinal projections to hippocampus in the cat, *J Comp Neurol* 224: 371-385 (1984).
- [102] Witter, M.P., Van Hoesen, G.W., Amaral, D.G. : Topographical organization of the entorhinal projection to the dentate gyrus of the monkey, *J Neurosci* 9: 216-228 (1989).
- [103] Yukie, M., Iwai, E. : Direct projections from the ventral TE area of the inferotemporal cortex to hippocampal field CA1 in the monkey, *Neurosci Lett* 88: 6-10 (1988).
- [104] Zola-Morgan, S., Squire, L.R. : Preserved learning in monkeys with medial temporal

- lesions: sparing of motor and cognitive skills, *J Neurosci* 4: 1072-1085 (1984).
- [105] Zola-Morgan, S., Squire, L.R. : Medial temporal lesions in monkeys impair memory on a variety of tasks sensitive to human amnesia, *Behav Neurosci* 99: 22-34 (1985).
 - [106] Zola-Morgan, S., Squire, L.R. : Memory impairment in monkeys following lesions limited to the hippocampus, *Behav Neurosci* 100: 155-160 (1986).
 - [107] Zola-Morgan, S.M., Squire, L.R. : The primate hippocampal formation: evidence for a time-limited role in memory storage, *Science* 250: 288-290 (1990).
 - [108] Zola-Morgan, S.M., Squire, L.R., Amaral, D.G. : Human amnesia and the medial temporal region. enduring memory impairment following a bilateral lesion limited to field CA1 of the hippocampus, *J Neurosci* 6: 2950-2967 (1986).
 - [109] Zola-Morgan, S., Squire, L.R., Amaral, D.G. : Lesions of hippocampal formation but not lesions of the fornix or the mammillary nuclei produce long-lasting memory impairment in monkeys, *J Neurosci* 9: 898-913 (1989a).
 - [110] Zola-Morgan, S., Squire, L.R., Amaral, D.G. : Lesions of the amygdala that spare adjacent cortical regions do not impair memory or exacerbate the impairment following lesions of the hippocampal formation, *J Neurosci* 9: 1922-1936 (1989b).
 - [111] Zola-Morgan, S., Squire, L.R., Amaral, D.G., Suzuki, W.A. : Lesions of perirhinal and parahippocampal cortex that spare the amygdala and hippocampal formation produce severe memory impairment, *J Neurosci* 9: 4355-4370 (1989c).

3.3.3 光学的測定法による海馬の神経回路と可塑性

神経回路の神経活動を細胞あるいは細胞下レベルで光測定する方法はCohen らによって古くから技術開発が進められてきた[1]。この方法は電圧依存性色素で神経細胞を染色し、細胞の電氣的活動に伴う膜電位変化を蛍光強度変化あるいは吸光強度変化として神経回路の100~500点をサブミリ秒の時間オーダーで検出しようというものである。最近光計測の手法をモルモット海馬スライスに適用し、長期増強に伴う神経回路活動の空間・時間パターンが明らかにされるとともに、この手法が神経回路の機能解析に極めて有効であることが実証されつつある[2, 3, 4]。図3.21はSchaffer側枝をテタヌス刺激(100 Hz, 1秒間)して長期増強をCA1野に誘導する前後で、Schaffer側枝にテスト刺激を加えたときのCA1野の応答の活動パターンを比較したものである(Aがテタヌス刺激前、Bがテタヌス刺激後の応答パターン)。

A: コントロール



B: テタヌス刺激後

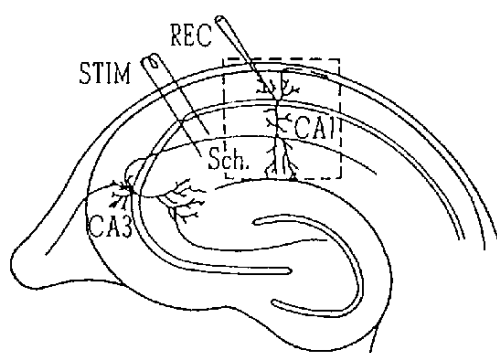
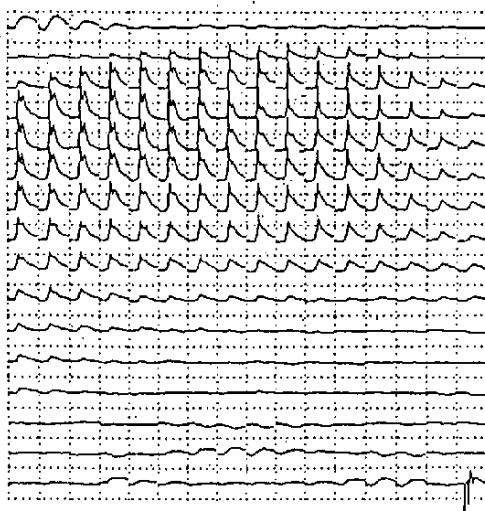


図3.21: モルモット海馬スライスCA1領域での光計測結果、Schaffer側枝のSTIMより条件付け(100Hz、1秒間)を行う前(A)と後(B)での反応(テスト刺激も同じSTIMより与えた)を比較した。各ピクセルは $60 \times 60 \mu\text{m}$ の領域からの応答と計測、各ピクセル位置にそこで得た光変化の時間応答(1ピクセルのフルスケールで32ミリ秒)を示す[2]。

テタヌス刺激前(A)では刺激位置のSchaffer側枝からの距離が離れるにつれ、CA1野

での応答の大きさが小さくなる。これに対し、テタヌス刺激後(B)では Schaffer 側枝の刺激位置からむしろ少し離れたCA1野の領域での応答が大きく、これからさらに離れるとともに応答が小さくなる。このような応答特性はテタヌス刺激後6時間以上にわたって持続してみられた。この結果、(1) Schaffer側枝とCA1錐体細胞の間のシナプ스에長期増強を広域にわたって誘起すると応答の空間・時間特性が強化される。(2) Schaffer側枝の刺激位置に近いCA1野での時間応答は長期増強後早くなるが、応答の大きさはむしろ減少し長期抑圧が生じている。このことはSchaffer側枝からの強い入力刺激によってCA1細胞先端樹状突起に入力するフィードフォワード抑制入力あるいはCA1細胞軸索から簞細胞を通してCA1細胞体に入力するフィードバック抑制入力に長期的な強化を受けたことによっている、と解釈することができる。もしこの解釈が正しいとしたとき、Schaffer側枝よりあるいはCA1軸索終末より介在ニューロンへの興奮性シナプスが長期増強されたのか、あるいは介在ニューロンからCA1細胞への抑圧性シナプスが長期変化したのかについては、さらに薬理的な実験および光計測システムの空間解像度を改善した実験などによって明らかにしなくてはならない。(3) 神経回路の機能解析は、光計測によって得た各ピクセルでの活動の時間応答の順序を活動の空間・時間相関などを計算することなどによって追うことで回路の機能的結合状況を見ることが出来る。さらに、各ピクセルでの活動の空間・時間パターンから介在ニューロンが結合部位に関する知見も得られる。たとえば、図3.21 Bのデータを縦方向に沿うピクセルで計測した応答だけを抜き出して並べてみよう(図3.22)。これはCA1錐体細胞に沿っての応答の空間・時間パターンである。集合後シナプス電位の増大に伴う興奮性応答が細胞体層で著しく抑制されているのが見られる。これは、CA1細胞の出力が反回抑制性簞ニューロンを介しCA1細胞体に局在し入力することと符合する。すなわち、神経活動の空間・時間パターンを高解像度に光計測することで神経回路の機能解析が行えるのである。

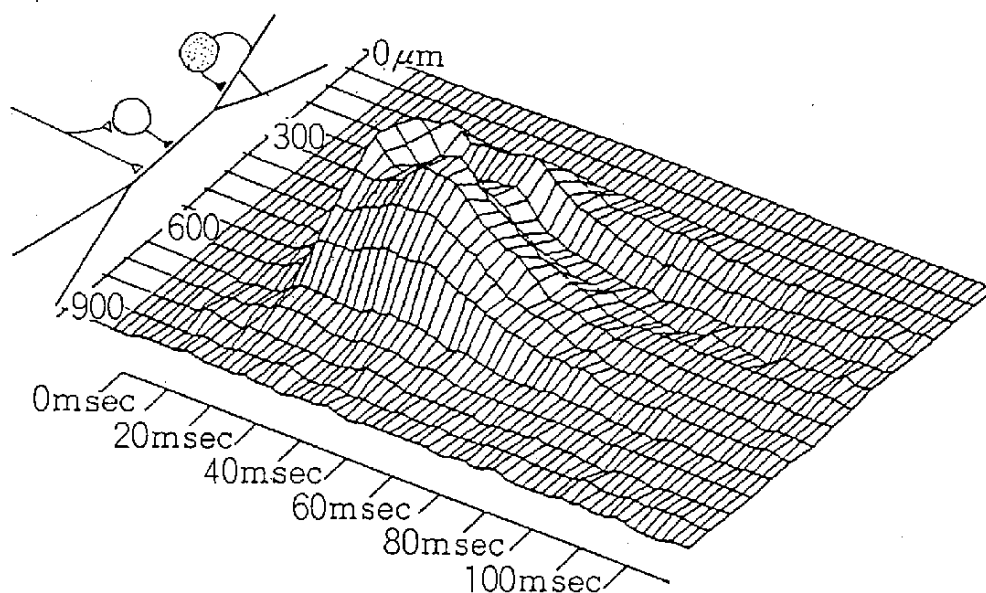


図3.22: モルモット海馬スライスで Schaffer 側枝を刺激したとき、CA1錐体細胞に沿っての光応答の空間・時間パターン。細胞体に下に凸のへこみはCA1細胞の出力である軸索から簞細胞(インタニューロン)を介し反回抑制性の入力にCA1細胞体に局在していること(挿入図参照)を示す[2]。

ごく最近、光計測の機能解析の利点を用い海馬の層構造仮説[5] についての検証実験が行われた[6]。すなわち、層構造仮説によると海馬を一巡する主要な興奮性回路は中隔側から側頭側への海馬の主軸に直交して層状の構造をなす、というのである。そこで主軸に沿って海馬をスライス(図3.23 A)、中隔側から側頭側への各スライス面の回路活動の空間・時間パターンをつぎつぎと計測したところ(図3.23 B)、中隔側から側頭側とで応答が大幅に異なることが判った(図3.23 C)。

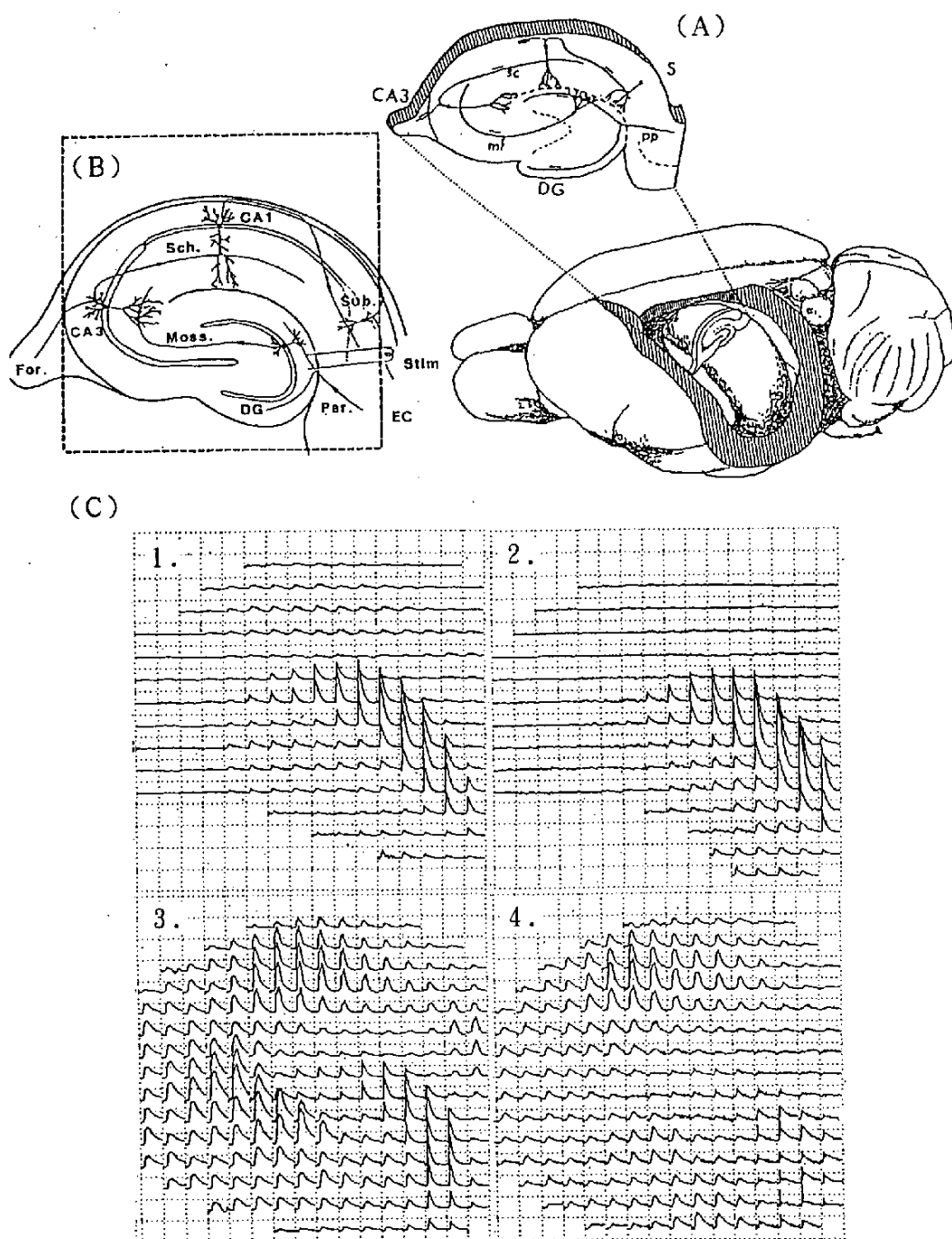


図3.23: 海馬の層構造仮説に対する光計測による検証実験[6]

A : 海馬が中隔側から側頭側へ層構造をとるという仮説
(Andersen, et al., 1971) CA1の模式図。

もし海馬が層構造をとるのであれば、このようなスライスのいずれも同じ活動の時空間パターンを示すはずであろう。しかし、スライス毎に応答パターンが異なることから、海馬の主要な興奮性回路は層構造をとらない。このことは、ラット大脳を一部破壊し海馬を露呈させたin vivo 脳での光計測実験[7, 8]でも支持された。こうして光計測の手法は脳・神経系の生理学研究に光生理学[3]と呼ぶべき新しい研究領域を招くものと期待される。

モルモット海馬CA1野の連合性シナプス長期増強・抑制[9]についての光計測の実験は極めて興味深い結果を示した[2, 4, 7]。連合刺激としてはStantonとSejnowskiと同じように、強い刺激(100Hzの頻度の5発連続の刺激パルスの組を200ミリ秒間の休止期間を置いて10回のバーストとしての刺激)をSchaffert側枝に、弱い刺激(200ミリ秒毎に1個のパルス刺激)を貫通枝に、それぞれ弱い刺激パルスが強い刺激のバーストの中央に重ねたもの(同相)と、バーストの休止期間の間になるもの(異相)として与えた(図3.24)。この連合刺激による条件付けの後、Schaffer側枝にテスト刺激を加えると同相、異相の条件刺激によらずCA1野に長期増強が生じているが、貫通枝からテスト刺激を加えたとき同相刺激で長期増強、異相刺激で長期抑圧が生じる[9]。このことは光計測でも確認された(図3.24)。さらに興味深いのは、歯状回での応答である。すなわち、同相条件刺激によってCA1野に長期増強が生じるとき歯状回に長期抑制が、異相刺激によってCA1野に長期抑制が生じるとき歯状回に長期増強が、それぞれ繰り返し見られるのである(図3.24)。このような現象は海馬神経回路の結線に関する現在の知識では理解できない。さらに深い検討の必要とする課題である。

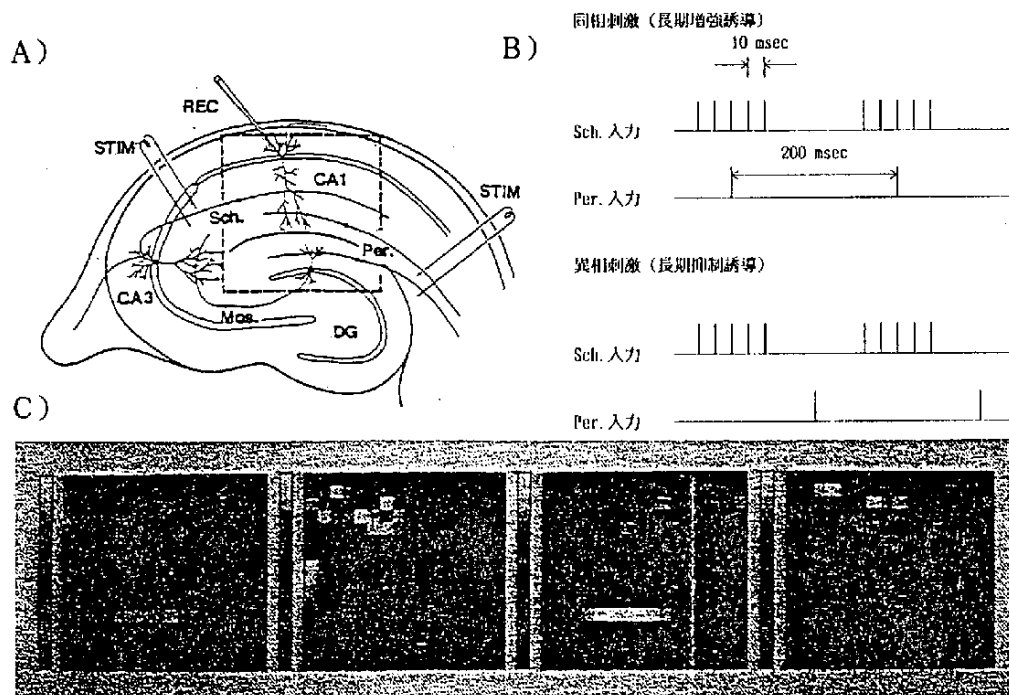


図3.24: 海馬CA1野・歯状回での連合性長期増強・長期抑制の光計測実験[2]

A: 光計測領域を示す。

B: 連合刺激条件[9]での同相と異相刺激。

C: 光計測結果、長期増強、長期抑制を受けた領域をそれぞれ暖色、寒色系の色で示した。

連合刺激の与え方のタイミングで長期増強・長期抑制がスイッチするばかりか、条件刺激の周波数に依存して長期増強・長期抑制が生じる[10, 11]。ラット海馬スライスをを用い光計測の手法で詳しい実験検討が行われた[8](図3.25)。貫通枝にテタヌス刺激(100Hz, 1秒間)を加え長期増強を誘導した前後で、貫通枝にテスト刺激を加え海馬全体の256点での神経回路活動の空間・時間パターンを観測した。その結果、貫通枝と歯状回顆粒細胞・苔状繊維とCA3錐体細胞、Schaffer側枝とCA1錐体細胞の各シナプスのすべてで長期増強が誘導された。図3.25 Aはコントロール(太線: テタヌス刺激前)とテタヌス刺激後(細線)での光計測結果を各ピクセルで重ね書きしたものである。内嗅野→(貫通枝)→顆粒細胞→(苔状線維)→CA4、3→(Schaffer側枝)→CA2、1→海馬台、と一巡する主要な回路網でテタヌス刺激後に活動が増強されているのがわかる。この様に長期増強された海馬スライスに貫通枝の同じ位置から1 Hz、1分間繰り返し刺激をすると、増強された活動が著しく抑制される(図3.25 B): すなわち、100Hz、1秒間のテタヌス刺激後(図3.25 B太線)、1 Hz、1分間刺激を加えて貫通枝からのテスト刺激に対する応答を光計測すると、各ピクセルでの活動は大幅に抑制され(図3.25 B細線)、コントロール(図3.25 A太線)の大きさよりも減少するのがわかる。こうして、海馬スライスでの長期増強、長期抑制が諸種の条件下でスイッチすることが明らかとなった。

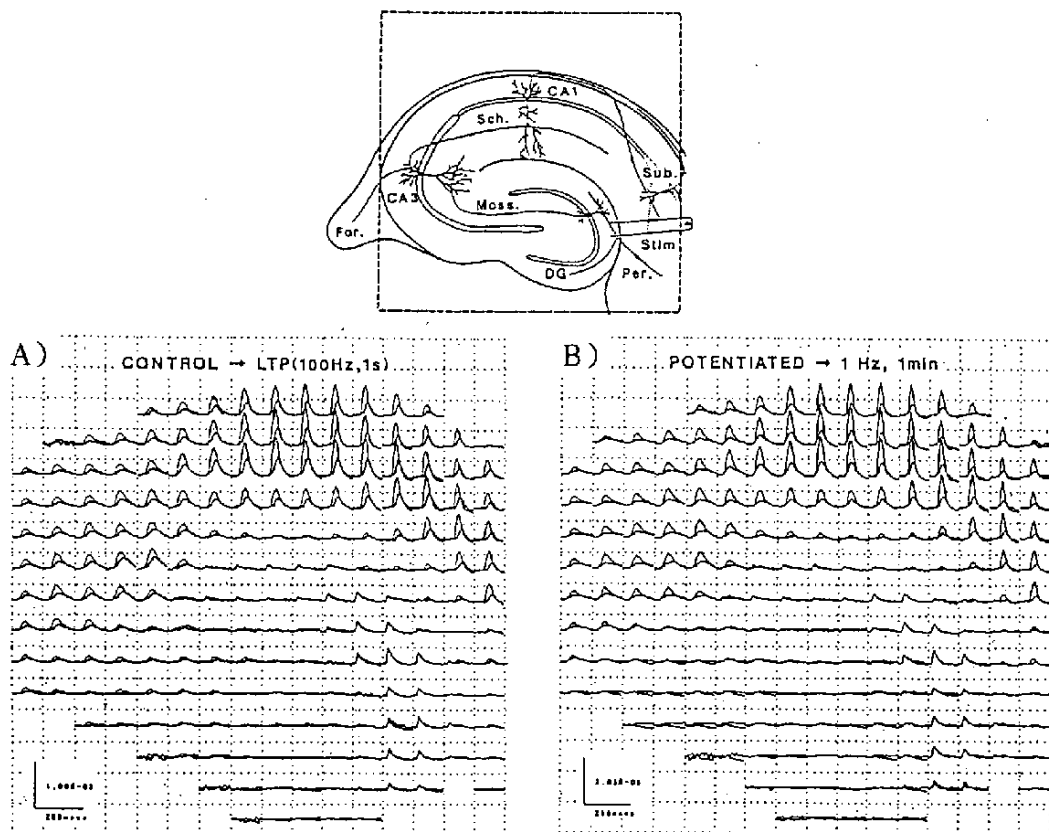


図3.25 刺激周波数による海馬スライスでの長期増強・長期抑制の誘導と光計測[8]

[参考文献]

- [1] Cohen, L. B., Salzberg, B. M., Davila, H. V. et al.: Changes in axon fluorescence during activity: Molecular probes of membrane potential. *J. Membrane, Biol.* 19: p. 1-36 (1974).
- [2] Iijima, T., Ichikawa, M., Matsumoto, G.: Optical monitoring of LTP and related $[Ca^{2+}]_i$ changes with a 256 channel photodiode array system, *Proc. American Neuroscience Meeting (Phoenix)*, (1989).
- [3] 松本元, 飯島敏夫, 市川道教, 松本芳男, 秋山修二: 海馬の光生理学, *生体の科学* 41: p. 501-509 (1990).
- [4] 飯島敏夫, 松本元: 光学的測定法による海馬神経回路・可塑性の研究. 松本元, 大津展之(編) 脳とコンピュータ第3巻 神経細胞が行う情報処理とそのメカニズム 培風館, (1991).
- [5] Adelman, W. J. and FitzHugh, R.: Solutions of the Hodgkin-Huxley equations modified for potassium accumulation in a periaxonal space, *Fed. Proc.* 34: p. 1322-1329 (1975).
- [6] Iijima, T., Matsumoto, G.: Neural connections in rat hippocampus studied with optical measurements: an evaluation of "lamellar hypothesis", *Biomed. Res.* (in press).
- [7] 飯島敏夫, 松本元: 海馬神経活動の可視化—光学的測定法による記憶の基礎過程の研究, *バイオトレンド* 2: p. 148-153 (1990).
- [8] 飯島敏夫, 鈴木浩文, 松本元: In vivo系での海馬体表面からの光計測法による神経活動測定を試み, 第14回神経科学学術集会予稿集, p. 235 (1990).
- [9] Stanton, P. K., Sejnowski, T. J.: Associative long-term depression in the hippocampus induced by hebbian covariance, *Nature* 339: p. 215-218 (1989).
- [10] Dunwiddie, T., Lynch, G.: *J. Physiol.* 276: p. 353-367 (1978).
- [11] 加藤宏司, 工藤佳久: 可塑性—海馬のシノプス長期増強(long-term potentiation)を中心にして, 松本元, 大津展之(編) 脳とコンピュータ第3巻 神経細胞が行う情報処理とそのメカニズム, 培風館, (1991).

3.4 学習理論・アルゴリズム

3.4.1 H e b b 型学習法の能力と有効性

工学の分野で用いられているニューラルネットの学習方法と神経科学の分野で現在受け入れられている可塑シナプスの伝達効率の改変方法とはかなり異なったものである。ここでは両者の能力的な比較検討を行うとともに、超並列・超分散型のシステムの学習方法としての両者の妥当性の比較を行う。

神経科学の分野ではHebb・anti-Hebb 型の学習方法(以下単にH e b b型学習法とよぶ)、すなわちシナプス前後の同時発火(ポテンシャルの上昇でもよい)によってシナプスの荷重を増し、それ以外の条件で荷重を減ずる学習方法が実際の神経系に存在すると考えられているものである[1]。この学習方法は教師付き学習にも自己学習にも用いることができるが、以下では最も基本的な機能として単一ニューロンモデルに教師付き学習によるパターンの2分類を行わせた場合の能力を示す。

この学習方法を教師付き学習として用いるときは図3.26に示すように、教師情報Tによりシナプス後のニューロンを強制的に発火させる。パターンの構成成分を1, 0とし、クラスAに属するパターンを X_i^A 、クラスBに属するパターンを X_i^B 、とすると、H e b b型学習方法で2つのパターンクラスを正しく分類できるための条件は、

$$\begin{aligned} X_i^B &\not\subset \bigcup_j X_j^A \quad (j = 1, 2, \dots, n_B), \\ \text{かつ} \quad X_i^A &\not\subset \bigcup_j X_j^B \quad (j = 1, 2, \dots, n_A) \end{aligned}$$

である(詳しい説明は文献[2] 参照)。すなわち、一方のクラスのパターンの論理和パターンが他のクラスの各パターンを完全に含んでしまうことがなければ、正しく分類できるということである。

この条件は誤り訂正法による単一ニューロンのパターン分類能力である「線形分離可能性」より強い条件となっている。上記の条件が満たされれば、必ず線形分離可能であることは容易にわかる。一方、線形分離可能で上記の条件を満たさない例が容易に見つかるからである。

しかし、膨大な数のニューロンがからみ合う超並列・超分散システムにおいては、単一ニューロンの能力だけで学習方法の優劣を論ずることはできない。H e b b型の学習方法はシナプス前後の状態という最も局所的条件で決まるため、図3.26に示すように荷重改変のための回路を必要としない。これに対し、工学の分野で用いられている誤り訂正法のニューラルネットでの実現を試みると、図3.27に示すように教師情報とニューロンの出力の差の検出回路、その差と入力との積を計算する回路等が各1つ1つの重みについて必要となり、荷重もシナプス前の制御が必要になる。

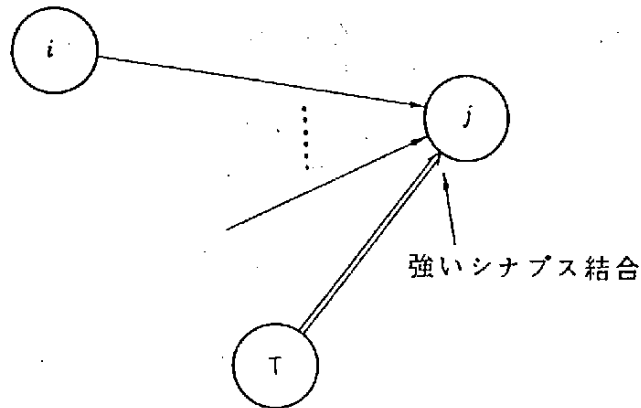


図3.26: H e b b型学習法を実現する神経回路

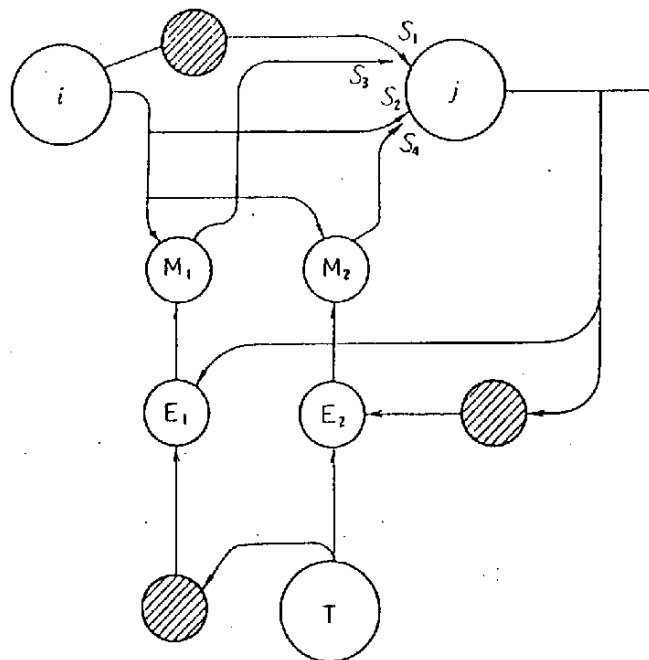


図3.27: 神経回路での誤り訂正法の実現

単一の重みについてのこれだけの複雑さの差異は、小脳のプルキンエ細胞のように 10^5 のオーダの入力が集束する1つのニューロンの実現を考えただけでも膨大な複雑さの差異を生じることになる。超並列・超分散システムの具体的な実現形態は今後のプロジェクト進行過程で明確になっていくものと考えられるが、学習機能をもった膨大な数の人工ニューロンを用いたシステムが1つの代表的システム形態になると想定される。このようなシステムの具体的な実現において、上記の複雑さの差異は決定的な要因となるであろう。

H e b b型学習方法が誤り訂正学習法に比べパターン分類能力が低いことは、H e b b型学習方法の採用において、重大な問題とはならない。よく知られるようにパターンの分離性は、パターンの次元を上げることにより容易に獲得でき、この次元を上げるための変換は極めて簡単なニューラルネットで実現できるからこの変換により、ネットワークの複雑さが著しく増すことはない。

上記の議論では最も簡単な単一ニューロンの学習を例にとって話を進めたが、工学の分

野で用いられている学習方法のこのような難点は最近もてはやされているバックプロパゲーション学習法（B P 法）においては更に顕著になる。

図3.28はB P 法により1つの荷重の変化を行うためのニューラルネットを示す[3]。このような荷重改変のための回路を個々の荷重に付与すれば、B P 学習法を実現するニューラルネットは極めて非現実的なものとならざるを得ない。

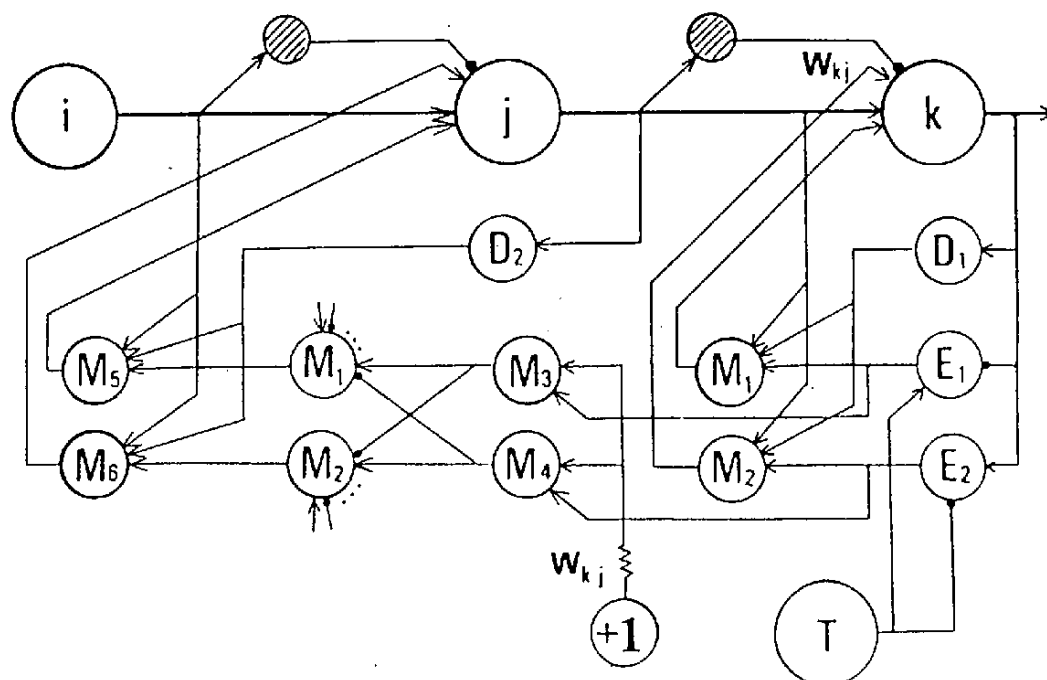


図3.28: 神経回路での back propagation の実現

以上の議論からH e b b型学習法を再認識し、その能力を理論的に検討し、工学の分野で用いられている、B P 法、誤り訂正法等と等価な機能のH e b b型学習法での実現可能性、その条件等を具体的に検討することが必要であると判断される。

[参考文献]

- [1] 津本忠治: シナプス可塑性の分子機構, 神経回路学会第1回講習会資料 (1990年3月).
- [2] 永野 俊: 学習のアルゴリズムに関する2、3の考察, 信学論, Vol.57-D, No.12 (1974年12月).
- [3] 永野, 楽谷: 3層神経回路の学習に関する一考察, 信学技法, MBE87-151 (1988年3月).

3.4.2 自己組織化理論にもとづくネットワークの設計と学習

新情報処理技術開発の視点から見た場合、われわれの知りたい脳神経系の機能には2つある。1つは並列処理機構であり、他は学習記憶機構である。このうち、学習記憶機能の解明は、(1) 外部情報の特徴が、脳内の神経ネットワークの中にどのように形成されてゆくのか(書込み機構)、(2) その外部情報は脳内でどのような形態で表現されるのか(情報の表現形態)、(3) 脳内に蓄積された情報が、どのような機構で取り出されるのか(読み出し機構)、の3点に集約することができる。ここでは、脳神経系の学習機能を解明し、それにもとづく新しい情報処理コンセプトを提案することを目標とした場合、どのような課題が取上げられるべきかについての1つの考えを述べる。

脳神経系の基本的構造は、遺伝情報という強い制約条件のもとで形成され、その情報処理機能は、この構造を通して実現される。したがって、脳神経系の学習記憶機能を明らかにするには、外部刺激による構造の変化に基礎を置く必要がある。脳神経系の学習機能は、シナプスの可塑性によると考えられている。脳神経系の発達において、シナプスの構造と機能の変化は、多少とも連続的に進むものと考えられるが、便宜上大きく2つに分けて考える[1]。1つは外部刺激により構造が自己組織化される過程であり、いわゆる臨界期内での可塑的性質がこれに対応する。この過程はシナプス結合の基本的形態が決ってしまう過程であり、実験的な解明の最も進んでいる過程である。他は、臨界期以後での学習による可塑性である。人間の学習や記憶は成熟後も行なわれる。このことは、臨界期以後においてもシナプスの構造に何らかの変化があることを示している。この過程は構造的に見るとシナプスの微調整が行なわれる過程と考えられるが、機能的には大きな変化を生じる場合もある過程である。

田中は、二層構造の神経ネットワークにおいて、アクティブなシナプス密度が時間的にどのように変化するかを表現する1つの方程式を提案した[2]。これは、臨界期内での変化は、機能的にアクティブなシナプス数の変化によるものとの考えにもとづくもので、前述の第一の可塑性、すなわち構造の自己組織化を定式化したものである。この方程式の中には、神経活動、すなわち外部刺激からの寄与を表す項が存在する。この項は、シナプス前細胞の活動による神経伝達物質の放出と、シナプス後膜の脱分極とが同時に生じた場合に、アクティブなシナプス数(神経細胞としては伝達効率)が増加することが使われている。これは、シナプス可塑性に対するNMDA機構として提案されている機構[3]を取入れたものである。この方程式の解はシナプス密度の時間的変化を表すが、これを解くことは困難である。しかし、学習の進行を表す特徴的時間が神経細胞の活動を表す特徴的な時間に比べて長いとし、入力刺激を定常確率過程であると仮定するならば、その方程式の定常解はちょうどボツスピン系の熱力学的平衡状態と等価であることが示されている[2]。すなわち、臨界期を過ぎて定常になった状態では、シナプスの結合密度は、熱力学でのエネルギー関数と温度に対応する2つの量で記述できることを示している。この考え方を視覚一次野に見られる眼優位性コラム形成や方位選択性コラム形成、齧歯類の体性感覚野に見られるバレル構造の形成の問題等、感覚入力に近い部位での形態形成や機能形成に適用し、多くの実験結果を統一的に説明している[4]。以上のように、生理学的事実を巧く説明できること、方程式に使われているパラメータが生理学的数据と対応が取りやすいこ

と等のため、さらにその妥当性を確かめることは意味のあるものと思われる。

つぎに課題となるのは、以上のようなシナプス構造の自己組織化に対する、情報处理的観点からの意味付けの検討である。リンスカーは、二層構造をもつ神経ネットワークでの特徴抽出細胞やコラム構造の形成が、最大情報保存の原理（Informax原理）で説明できると述べている[5]。彼によると、ノイズが大きい場合には、入力層からの情報伝達量をできるだけ大きくするようにシナプス結合が決められるという。一方、ノイズの小さい場合には、冗長性を持たせることによる安定な情報の伝達と、伝達情報量をできるだけ大きくする効果との競合関係で結合状態が決まると述べている。田中による定式化は、ノイズの大きい場合には、この最大情報保存の原理と等価である[4]。このことは、二層間の信号の伝達にともなう相互情報量が最大になるようにシナプス結合が形成される確率が最も高いということを意味する。このような原理でシナプス結合が決められているとすると、二層間の相互情報量を求めることを設計原理としてシナプス結合を決めることができよう。しかしながら、この原理がどの程度成立つか、またどのような場合に成立つかの検討が課題として残されている。

実際の脳内での神経の結合状態は大変複雑で、その詳細は不明な点が多い。1つのモデルとして、多段の層状構造を持っていると考えよう。入力刺激により、この多段の層状構造でのシナプスの学習が進み、次第に抽象化された情報が表現されるようになるものと考えられる。脳内での各層間での学習や処理のやり方が、それぞれの部位で大幅に異なるとは考えにくい。したがって、層状構造の各段階で同じ学習原理を仮定し、その構造と機能の変化を検討することにより、より高次の機能の生成および情報表現についてヒントが得られるものと考えられる。また、このような考え方は、層状構造とは異なる実際的な神経ネットワーク構成に対しても検討することが可能である。

神経系には高密度のフィードバック結合が存在することが明らかにされている[6]。しかしながら、この結合の学習記憶機能に対する役割については、いまのところ明らかでない。フィードバック結合の学習記憶機能に対する実験的検討が進み、フィードバック系が学習記憶機能に重要な意味を持つことが明らかになれば、上記の自己組織化の原理を適用することにより機能の検討を進めることができる。以上のように、二層のネットワーク系に対する確実な結果を踏まえた上で、より複雑なネットワーク系についての検討に展開して行くのが、1つの方向と考えられる。

以上のような実際に近い複雑なネットワークの機能を、理論的に検討して行くことは大変困難である。ソフトウェアあるいはハードウェアによるシミュレーション実験が必要不可欠である。情報处理的機能の検討には、多くの例についてのシミュレーション実験を行なうことが求められるが、今後のスーパーコンピュータの発展を考慮しても、速度的限界のあることは明らかである。そこで、専用のハードウェアまたは専用デバイスの開発が重要な課題となる。特に広く応用展開を考えると専用デバイスの開発が重要である。このデバイスとして、1つは半導体のデジタルLSIを使って構成したデバイスが考えられる。しかし、配線の問題のため、大規模なものを構成することは大変困難と思われる。ここで求められるデバイスは、このような二値のロジックに還元しこれを再構成したデバイスではなく、学習と信号の処理過程を含んだ一種の機能デバイスであるべきであろう。すなわち、学習と信号を式で表現した機能を、直接、物理あるいは化学現象に置き換えたような

デバイスである。このようなデバイスが実現できれば、複雑な構造をもつ脳神経系に対しても、その機能を予測することが可能となり、脳神経系の情報処理機能の解明に重要な寄与をするものと期待される。それと同時に、そのデバイス自体が新しいニューロデバイスとしてそのまま各種の応用に使えるものと思われる。

神経系情報処理機構のモデルまたは理論的基礎研究としては、大きく分けて、(1) 生理学的実験事実との比較が可能なモデルの提案、(2) 情報処理的意味の検討、(3) モデルの機能を実証するためのデバイスの開発、の3つがある。先に述べた自己組織化の理論を軸とし、これらの課題にアプローチすることができるものと思われる。

[参考文献]

- [1] 高度技術集約型産業等研究開発調査報告書 (ニューロコンピュータ等新情報処理技術総合的調査研究) — 基礎技術分科会 —, 平成2年3月 (財)日本情報処理開発協会 第2部「学習WG」 P.143.
- [2] Tanaka, S.: Theory of Self-Organization of Cortical Maps: Mathematical Framework, Neural Networks 3, pp.625-640 (1990).
- [3] Collingridge, G.L. & T.V.P. Bliss: NMDA receptors --- Their role in long-term potentiation, Trends in Neurosci., 10 288 (1987).
- [4] Tanaka, S.: Experience-Dependent Self-Organization of Biological Neural Networks, NEC Res. & Develop., 98, pp.1-14 (1990).
- [5] Linsker, R.: Self-Organization in a Perceptual Network, COMPUTER, pp.105-117 March (1988).
- [6] Pandya, D.N. & E.H. Yeteriam: in "Cerebral Cortex" G. Jones and A. Peters eds. Vol. 43 (1985).

3.4.3 発達・分化のアルゴリズム

(1) 動物の発達における学習

動物は、時間軸を持って学習し、自律的に情報処理システムをより高度化して、発達していく。これに対して、現在の情報処理システムでは、順を追った発達は、プログラムの形成手順での階層構造で見られるが、あくまで人知の制御にもとづいている。これから目指そうとするのは、高度情報処理機能の自己組織化であり、このために、現存する発達システムである高等動物(の脳)の発達を参考にして、情報処理システムの形成時における学習の自己組織化の基本アルゴリズムを導くのが有効であると思われる。そこでは、まず動物の発達過程における学習レベル間の関係を調べる必要があり、次のように学習レベルを単純化した。

遺伝 ; 遺伝子の記録内容の変更にとまなう可能性の領域の変更。

胎児期 ; 情報処理構造の形成

遺伝情報の持つ可能性と環境との相関による情報処理基本構造の形成。
新生児期；情報処理の基本ルールの形成
基本的なパターンのグルーピング。
幼児期後；高等なルールの形成
基本的な情報処理を組み合わせ、高度な処理が可能になる。

上から、学習が進行する順であり、これはまた、学習に利用される履歴が短くなる順番でもある。そして、胎児期以後は処理ユニットが用意された大きな可能性を持った空間内を、学習可能な領域が時間と共に移動して学習が進行し、発達していくと見なせる。また、各レベル間では、下の新しいレベルが、より時間スケールの長いレベルの情報処理機能、すなわち古いルールを用いて学習していると見なせる。これら各レベルでは与えられる環境に対する適合、すなわち求められる情報処理機能が完全に作られる必要はなく、次のレベルで前のレベルの不完全なところを補償しながら全体としてより高度な信頼性のある情報処理機構が作られるという柔軟性がある。各レベルでの信頼性はそれまでのレベルの信頼性の積ではなくどのレベルにあっても一定の信頼性が保たれるようになっていると見なせる。これは、これからの情報処理に求められる重要なことである。

次に、細胞の分化に視点を転ずると、神経細胞にはパルス列の情報に直接関与してシナプス伝達効率を変化させる系（情報系と呼ぶ）以外に、周りの細胞との相互作用で軸索や樹状突起を自律的に伸ばしてシナプスを形成する系（代謝系と呼ぶ）を持ち、これらの系が相互作用をしてより複雑なネットワークを自律的に形成するのである。これらは共に情報処理システムであり、短い履歴を用いて学習されるシステムに、長い履歴により形成された学習効果の小さいシステムが複雑に相互作用して、全体として外部入力に適応するシステムが形成されると見なせる。そして、この関係は、動物の発達における2つの学習レベル間の関係と類似しているのである。

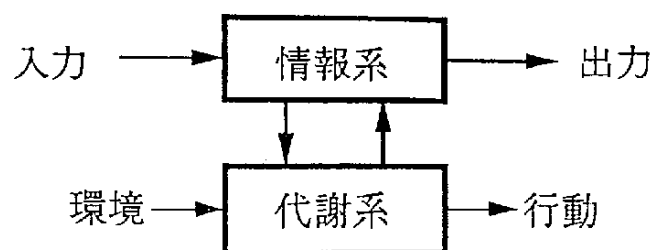


図3. 29: 細胞レベルの成長のコントロール

(2) 学習内容の増加に伴うネットワークの発達アルゴリズム

細胞レベルの神経系と代謝系の関係によるコントロールを、動物の成長の基本関係としてとらえることによって、動物の発達における学習は、以前に学習により獲得された情報処理機能を利用して、新しいユニット群を加えたネットワークで情報処理機能を形成していく機構に単純化することができる。ここでは、より古いユニット群の間の結合荷重が変更される率がより小さく設定されている。そして、提示内容の増加に伴ってユニットが付加され（新しいユニット群）、学習が進行する。ここで注目すべき点は、この学習アルゴ

リズムではネットワーク全体で学習するのではなく、一部のユニットに結合したネットワークで学習が進行することである。また、提示内容の増加に伴って結合荷重の変更率が徐々に下がるのではなく、付加ユニットに関する結合だけで荷重の変更が可能とすれば、学習計算に係るパワーをかなり低減することが可能になる。この手順は、チップ化、コンピュータ化において、学習計算に要するエリアの低減に役立つと思われる[1]。

神経細胞においては、樹状突起でのシナプスの位置と神経細胞での遅延時間の発生が情報処理機能の形成に重要な役割を果たしていると考えられている。このような構造は神経を単純化したユニットではなく複数のユニットで形成することになる。このために、神経系の成長を表現するためにはユニットを付加する方法が適していると思われる。

ユニットを付加してネットワークを拡大して情報処理機能を高めるには、付加手順と付加するための評価基準の追求が必要である。このために、まずユニットの付加による情報処理構造の形成過程を調べる必要がある。

以上のような発達・分化するネットワークをシミュレートするには、まずネットワークの構造、たとえば層などが学習により形成され、付加するユニット数だけが考慮されるネットワークを用いるのがよい。このためには、ユニット間の結合の制限がないために最も自由度のあるネットワーク、往復路の結合荷重が異なりうる全結合型構造のネットワークが適していると思われる。このネットワークの特徴は、全てのユニットが基本的には同等であり、ユニット自身に入力ユニット、出力ユニットと属性を固定する必要がない。さらに、このネットワークはループを持っているために、時間軸を含む現実の情報を処理するのに有利な構造をしている。しかし、時間軸を含む必要のない処理においても、時間軸を考慮した提示をしなければならないのである。

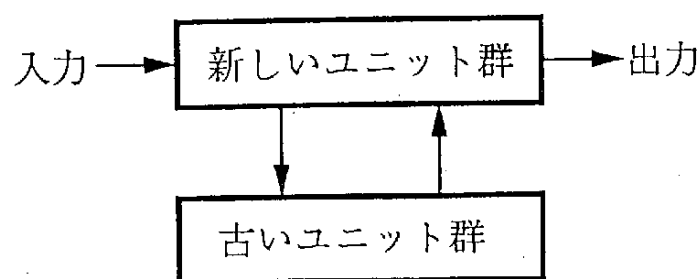


図3.30: ネットワークの発達に必要な基本構造

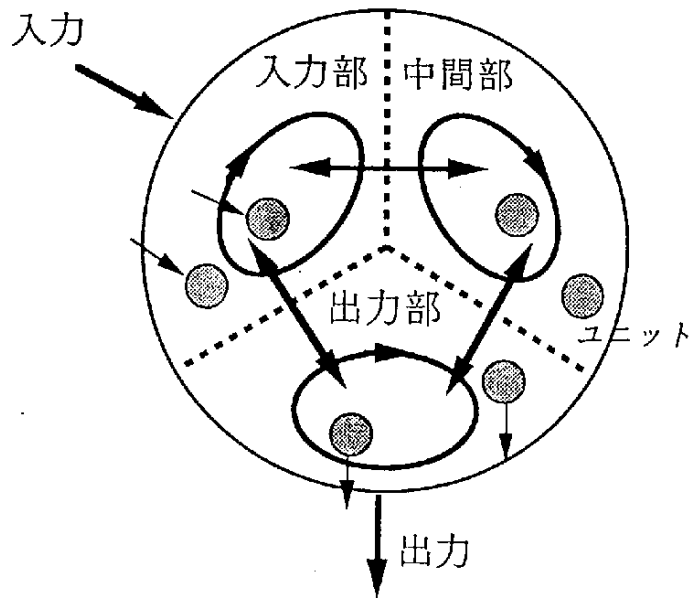


図3.31: 往復路の異なる全結合型構造のネットワークの概念図

(3) ユニットが付加される時の学習

往復路の異なる全結合型構造のネットワークでは、図3.31に示すように、入力が結合したユニット群（入力部）、出力として観察するユニット群（出力部）、どちらにも属さないユニット群（中間部）に分類できる。このようなネットワークで入力チャンネルが増加したために、ユニットが付加された時の構造を図3.32に示す。Bの付いた群のユニットが付加ユニットである。

また、ネットワークの信号伝達に関して、神経細胞上での情報伝達の遅れの概念を導入する。神経系では、この遅れによって複雑な情報処理機能の形成が可能になっていると思われる。細胞上での遅れは、単一ではないが、ここではしばしば簡単化のために用いられる仮定、信号がユニットを通過する度に単一の遅れが発生する[2]と設定する。この設定により、バックプロパゲーションなどのデルタルールを容易に使用することが可能になる。また、結合が多いために、学習手順を改良することにより、同数のユニットを用いた3層ネットワークの学習におけるローカルミニマムにとらえられる確率よりも小さくすることが可能になりうる。

また、動物の発達過程と同様に、希望するような入出力関係とは少し異なる情報処理機能が学習により形成されても、ユニットを付加したときの状態で、先の関係を含むより複雑な関係を学習させることが可能である。複雑な関係を学習することから始めて、学習がほとんど進行しないローカルミニマムに落ち込むリスクを犯すよりも、ユニットの付加による学習で、小さなローカルミニマムを経由しながらも、プログラムでの小さなバグよりも情報処理機能に対する影響が少ない準最適な情報処理機能を構成することが重要である。

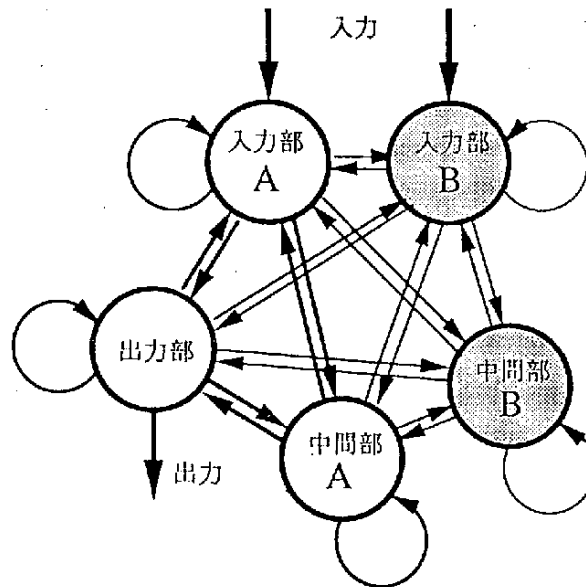


図3. 32: 入力チャンネルを増やした時の往復路の異なる全結合型構造のネットワーク

○学習に要する計算パワーの軽減化

ネットワークの学習には、バックプロパゲーションルールがさし当り用いられるが、これでは付加ユニットに関係する結合荷重を計算する時に計算の重要性がユニットにより異なる。このことは計算の重要性をより等しくすることで、学習に用いる計算パワーがより小さく成り得ることを示唆している。このためには、よりローカルな学習ルールを考案する必要がある。

○入出力間の遅れ時間の設定

提示内容によっては層構造が形成され[2]、さらに提示内容の増加に伴ってユニットが付加されたとき、処理機能の形成に層の増加が必要となることが考えられる。この時、層構造の形成には、入出力間の遅れを設定しなければならない。このために、入力の持続時間を増やして学習するような学習手順を考える必要がある。持続時間を増やすことは、持続に相当する経路可能なユニット数の最大値が与えられることになり、多層の問題は持続時間の設定の問題に置き代わるのである。また、入力に対する出力の遅れや持続時間の問題は、脳のように時間に依存して見かけの情報処理機能が変わるシステムの研究に発展できる可能性がある。

○機能ネットワークへの分離

ネットワークが拡大する途中で、機能ごとに小型ネットワークに分離されることが望ましい。これは、特にコンピュータを構築する時に重要である。このために、学習機能がほとんどないユニット群において、結合荷重の絶対値が小さい結合を除外して、ユニットを再配列することにより、ネットワークが複数の小さなユニット群からなるネットワークに分離できるようにするアルゴリズムを研究することが必要である。このことに対して、学習時に結合荷重を時間と共に自然に減少させる忘却[3]が、結合の必要、不必要が顕著になるのに有効であろう。この時、重要でない結合をより効果的に除去するには、少し前に変動可能であった結合荷重にまでも忘却作用を組み込むことが必要となろう。このために、

提示内容に応じて忘却作用を付加する結合を選択するルールを研究する必要がある。また、この忘却の考えは、次のネットワークのコンパクト化にも利用できる。

○機能に対するネットワークの小型化

処理機能に対して最もコンパクトなネットワークが望まれる。しかし、徐々にユニットを増やしてネットワークを拡大すると、どうしても冗長な処理をするユニットが出現してくることが考えられる。付加ユニット群のネットワークには、できるだけ従来とは異なる新しい情報を処理できるようにする必要がある、このために、必要な結合だけ残して入力のおほとんどないユニットを除去する必要がある。このために、すでに学習済みの結合荷重が変更可能とされなければならなくなり、先のネットワークの分割と同様に変更可能にする結合荷重を選択する必要が発生する。この場合、少し前に付加されたユニットとの結合荷重を選択することによっても、かなりコンパクトになると思われる。

○ユニット付加時の学習内容の冗長性

学習の自律性が強まるほどに、人間の教育と同様に、学習時間の経過と共に提示内容のグレードを上げる必要がある。入力内容の評価と、これに伴う付加するユニット数の判断が必要である。しかし、ユニットの増加に伴って学習が行なわれる途中で学習が困難になっても、このネットワークでは次の増加の時に情報処理機能が作り上げられることも可能である。このことを可能にするためにも、動物の成長での環境から学習するのと同様に、提示内容がユニットの付加前後の学習において一部重なりを持たす必要がある。

(4) 高度な機能を構築するためのネットワーク研究

これからの情報処理機能の研究は、動物、特に人間の脳全体の高速で高度な情報処理機能を模倣し、越えることである。このために、ネットワークの研究を、単にネットワークとしての面だけではなく、ネットワークによる自律システムとしてとらえる必要がある。そして、詳細な指示の基で高度な機能を構築する従来の情報処理技術に対して、充分な解析にもとづかない適当な指示、ただし要所は押えている指示により自律的に高度な機能を構築する技術を開発することを考える必要がある。このためには、知識、すなわち情報処理群（ネットワーク）を自律的に付加していくためのルールを考えねばならない。この1つのアプローチとして、ユニットの付加を伴う学習による研究が考えられることを先に示した。

[参考文献]

- [1] 新情報処理技術に関する総合的調査研究・学習WG報告書（1990），p.122-126
- [2] Williams, R. J. and Zipser, D.: A learning algorithm for continually running fully recurrent neural networks., Neural Computation, vol.1(2), p.270-280 (1989).
- [3] 石川真澄: コネクショニストモデルの忘却を用いた構造化学習., 電気情報通信学会技術研究報告, MBE 88-144 (1989).

3.5 認知科学における学習研究の課題

(1) 認知科学の領域

最近、脳と心に対する興味の高まりとともに、認知科学(cognitive science)という名前がよく聞かれるようになった。認知科学は一般には、神経科学、心理学、言語学、情報科学など、脳や心に関連の深い諸分野の境界領域として理解されているようであるが、実際には各研究者によって少しずつ異なる研究領域や目標が考えられているように思われる。本節ではまず認知科学の領域を一応定め、その後で認知科学の立場から見た高次脳機能研究の課題について述べることにする。

(2) 3つのアプローチ

筆者の考えるところでは、認知科学とは、人間を含む生体における認識現象を、情報科学の方法を道具として解明しようとする科学である。認知科学には、現在のところ、大きく分けて3つのアプローチがある。

第1は、神経科学のレベルでの説明を目標としたアプローチである。これは、生体の認識現象を脳機能の情報科学的モデルを用いて説明しようとするものであり、脳神経系の構造と機能を重視している点に特徴がある。代表的な研究としては、Poggio (MIT)らによる視覚系の研究、Koch (CalTech)らによる記憶系の研究、川人 (ATR)・乾 (ATR)らによる視覚情報処理の研究、鈴木(東大)・川人・宇野(東大)らによる運動系の研究、あるいは藤田による小脳運動学習機能の研究など、わが国を含めて数多くの成果が生まれている。

第2は、心理学のレベルでの説明を目標としたアプローチである。このアプローチは、さらに大きく分けて3つに分れる。1番目は、人間の知的機能を記号処理モデルによって説明しようとするアプローチであり、よく知られた研究としてNewell, Simon(CMU)らによる問題解決や学習の研究がある。2番目は、人間の認知現象を分散表現と並列処理を用いたモデルによって説明しようとするアプローチであり、Rumelhart (Stanford)や McClelland (CMU)らによる並列分散処理モデルがよく知られている。3番目は人間の言語現象を記号モデルによって説明しようとするアプローチであり、たとえばChomsky(MIT)に始まる生成文法の研究は、言語の認知的研究に大きな影響を与えている。

第3は、認識現象をむしろ哲学的な面から理解しようとするアプローチである。このアプローチも研究の方向を決めていくのに重要な役割を果たしている。

ごく大ざっぱに言えば、現代の認知科学は、上にあげた3つのアプローチが交錯し、互いに影響を及ぼし合う中で育っていると言えるであろう。

以下では、認知科学における学習研究の例として、上にあげた第1、第2のアプローチについて述べることにする。

(3) 学習とニューラルネットワーク

上に述べた第1のアプローチによる学習の研究は、主としてニューラルネットワークモデルを用いて行われている。特に、次のような研究が重要であると考えられている。①新しいニューラルネットワークモデルを考案する。②学習や自己組織化のアルゴリズムの高速化法を考案する。③アルゴリズムによって実現できる入出力関数の特徴づけ、計算量、

安定性、ネットワークの大きさと計算能力の関係などの理論的結果を与える。④ニューラルネットワークを用いて、パターン認識、連想記憶、短期記憶、運動機能、言語機能、知識表現など、認知科学の重要な事実を説明するモデルを考案する。⑤得られたモデルを工学的な実用に供するために、VLSI化したニューロコンピュータの設計と実装を行う。

ニューラルネットワークが神経科学や認知心理学の説明モデル、あるいは工学的なシステムに応用されると、いろいろな付帶的側面が現れ、基礎的なモデルはその底に隠れてしまうことが多い。しかし、心という情報処理システムがいかなるものかを説明しようとするとき、脳の構造からヒントを得たニューラルネットワークのような超分散・超並列情報処理のメカニズムが、1つの重要な説明レベルとなりうる。この理由によって、ニューラルネットワークモデル、特に学習可能なモデルが、最近の認知科学の重要なテーマとして取り上げられてきたのである。

ニューラルネットワークによる学習の方法としては、下記のようないろいろなものが知られている：

- ① 単純三層パーセプトロン
- ② 誤差逆伝播学習
- ③ ボルツマンマシン
- ④ 競合学習
- ⑤ リカレントネットワーク

これらのうち最近注目されているものとして、競合学習とリカレントネットワークがある。競合学習モデルは、主としてWinner-take-all メカニズムを用いた多層ネットワークモデルであり、教師なしの学習法として最もよく研究が行われている。特に、福島（阪大）、あるいはKoch(CalTech)・Ullman(MIT)らによる選択的注意のモデルに競合学習モデルが使われている。リカレントネットワークは、カスケード形のネットワークにフィードバックを入れたモデルを用いており、いろいろな構造のリカレントネットワークが研究されている。たとえばElman(UCSD)によるモデルは、簡単でありながら収束性の良いモデルとして知られており、Cleermans(CMU)らによって文法学習モデルなどにも応用されている。

また、これまで数年間にわたって注目を集めてきたこれらのモデルについては、最近、理論的立場からも研究が進んで。たとえばHaussler (UC Santa Barbara) らは、誤差逆伝播学習に用いるカスケード形のネットワークにおけるパターン識別学習について、識別が与えられた誤差範囲で行われるために必要な入力例の数の下限を、ネットワークの結合数とノード数の関数として与えている。また、きわめて単純なカスケード形ネットワークでも、その学習アルゴリズムの計算量がNP-hard であることもわかっている。さらに、カスケード形ネットワークの中間層がパターンの分離性能に関して果たす役割もわかってきている。

このように、上にあげたようないくつかの限定された構造のネットワークに対しては、経験的にも理論的にも解析が進んできていると言えるだろう（ただし、計算量に関して実際の学習計算に役立つような結果はまだ得られているとはいえない）。

(4) 認知科学のためのニューラルネットワーク

さて、研究の発展にもかかわらず、前節にあげたようなモデルには2つの弱点がある。(A) 1つは、神経科学の知見との誤差が大きく、神経情報科学的なモデルとなっていないことである。(B) もう1つは、1個のネットワークだけでは計算能力に限界があり、(簡単なパターン認識や運動制御には応用が効くかもしれないが、) 知的といえるような情報処理の基礎モデルとしては弱すぎるということである。(C) 一方、認知科学の立場で人間の知的情報処理を眺めてみると、個別的な機能はまだ神経解剖学・神経生理学とは対応がつかなくとも、特定の機能を持つさまざまな部位の働きが互いに協調・競合した結果として複雑な認知現象が観察されることはほぼ間違いないように思われる。

以上の(A)-(C)を踏まえると、認知科学研究に役立つような(そしておそらくここが肝心だが工学的にも役立つような)ニューラルネットワークの研究開発には、多くの小規模なニューラルネットワークが複合化した大規模なニューラルネットワークの理論的・経験的研究が欠かせないテーマとなるであろう。このようなニューラルネットワークは体系的にはまだ研究がほとんど進んでいない。筆者の研究室でもわずかに、パターン認識と工学的な運動制御を例にとって個別的な結果を得ているだけである。以下に、複合ニューラルネットワーク研究におけるいくつかの重要な問題を列挙し、今後新情報処理技術のプロジェクトが世界に先駆けて新しい研究を開始するための1つの出発点を提供したい。ただし以下で、 S は複合ニューラルネットワークを、 $S_1, \dots, S_n$ はそれぞれ、 S を構成するニューラルネットワーク(モジュールと呼ぶ)を表す。(以下にあるように n は固定ではなく、可変である。)

- ① 学習の適合性：各モジュール $S_i, i=1, \dots, n$ を個別にさせてからそれらを結合して S を構成した場合と、はじめから S 全体で学習を行った場合とでは、学習効率および学習後のパフォーマンスはどのように異なるか？(ただし、個別の S_i の入出力をどうとるかも考えなければならない。)
- ② 学習の計算量：モジュールを複合化した S の学習における計算量が、各モジュール S_i の学習に要する計算量よりもオーダーで小さくなるようなモジュール結合方法があるか？
- ③ 密結合と疎結合：モジュール内結合とモジュール間結合の結合密度をどのような割合にすれば、認知科学的(および工学的)に妥当か？
- ④ モジュール間相互作用：モジュール間の情報交換を行う方法としてどのような方法がありうるか？前節にあげたようなニューラルネットワークモデルの入出力と同様の入出力関係を考えるのか、それともまったく違った情報交換法(たとえば共振のような)を考えるのか？(「相互作用」、「情報交換」という言葉は苦しいが、計算機科学でいう「通信」と同様の機能を指している)
- ⑤ モジュールの同期性：各モジュールは非同期で動くのか、それともなんらかの意味で同期して動くのか？この問題は非線形振動子モデルとも関係がある。
- ⑥ モジュール構造の進化： S のモジュール構造は、おそらく S の学習でも個別の S_i の学習の寄せ集めでもなく、ある程度簡単な構造の S から分化によって得られるものであろう。この分化のプロセスでは、モジュールの数 n は与えられたものではなく、徐々に増

やしていくと考えられる。このような分化のプロセスは、計算論的にはどのように定式化できるか？

- ⑦ モジュール構造の階層化：上記の特殊ケースであるが、モジュールが階層構造になっているとすれば、その階層構造はどのようなプロセスによって得られるのか？

上のような問題の解決は、もちろん簡単ではない。しかし、言語や思考のような非常に高次の脳機能は、それだけで独立しているのではなく、知覚・運動・記憶・感情などの諸機能と密接に関連して機能している。また、我々にとって興味深い人間の認知的学習は、言語や思考のような高次脳機能の問題がある程度解決しないと、神経科学と結びついた形では解明できない。このような複雑な機能をニューラルネットワークで実現しようとするなら、上に列挙した問題を回避することはできないであろう。そして、ニューラルネットワークの機能が神経科学的知見にある程度合致していれば、詳細が異なっても現時点では許されうるであろう。

上にあげた問題のうち、特にモジュール構造の進化と階層化については、戸田によるアージ理論、あるいは澤口による脳のモジュール構造モデルが参考になる。非常に高次の脳機能の機械的実現には、このような理論やモデルからヒントを得て、計算論的に新たな観点を生み出していく態度も必要かもしれない。

(5) まとめ

上では、高次脳機能の認知科学的研究におけるニューラルネットワークの位置づけについて、筆者の考えるところを簡単に述べた。上のような考え方は、特に神経科学と認知科学を将来結びつけていく上で、きわめて重要になると考えている。

しかも、新しい超分散・超並列計算のメカニズムを計算機科学的に探究するにも、上のような考え方に基づく研究は不可欠であろう。なぜなら、計算機科学の歴史をグローバルに見たとき、脳の構造・機能の解明は計算機科学の飛躍に決定的な影響を与えてきたという証拠があるからである。

しかし、研究の目的を超高性能の超分散・超並列計算機の近未来的な開発に置いた場合には、上のような考え方に基づいた脳・認知科学研究者の他に、脳科学・認知科学研究の成果と計算機工学の成果を統合して新しい工学的アイデアを生み出していくための人材が不可欠である。少なくともわが国では、現時点では、認知科学をはじめとする生体の情報科学的研究と計算機科学・工学の最先端を両方とも熟知している研究者があまりにも少ない。新しい理念に基づく計算機環境の研究開発には、このような人材の育成が、わが国にとっての急務であると思われる。

第 4 章

総合的な情報処理に関する調査

第4章 統合的な情報処理に関する調査

4.1 認識系における研究課題

4.1.1 認識系における研究課題

(1) 認識・学習・記憶の基本的研究課題

まず、認識・学習・記憶の基本部の1つの仮説的モデルとして図4.1のものを掲げておく。このモデルを参照しながら関連重要研究課題を述べる。ここで述べる研究項目は、極めて重要なものであるが、目前にすぐ結果が見えるものは少ない。結果がすぐ見えないものに対しては、日本における予算を伴うプロジェクトでは無視されている。このような困難ではあるがブレイクスルーにつながる可能性のある研究課題に挑戦しようという研究者にこそ予算を使うべきである。

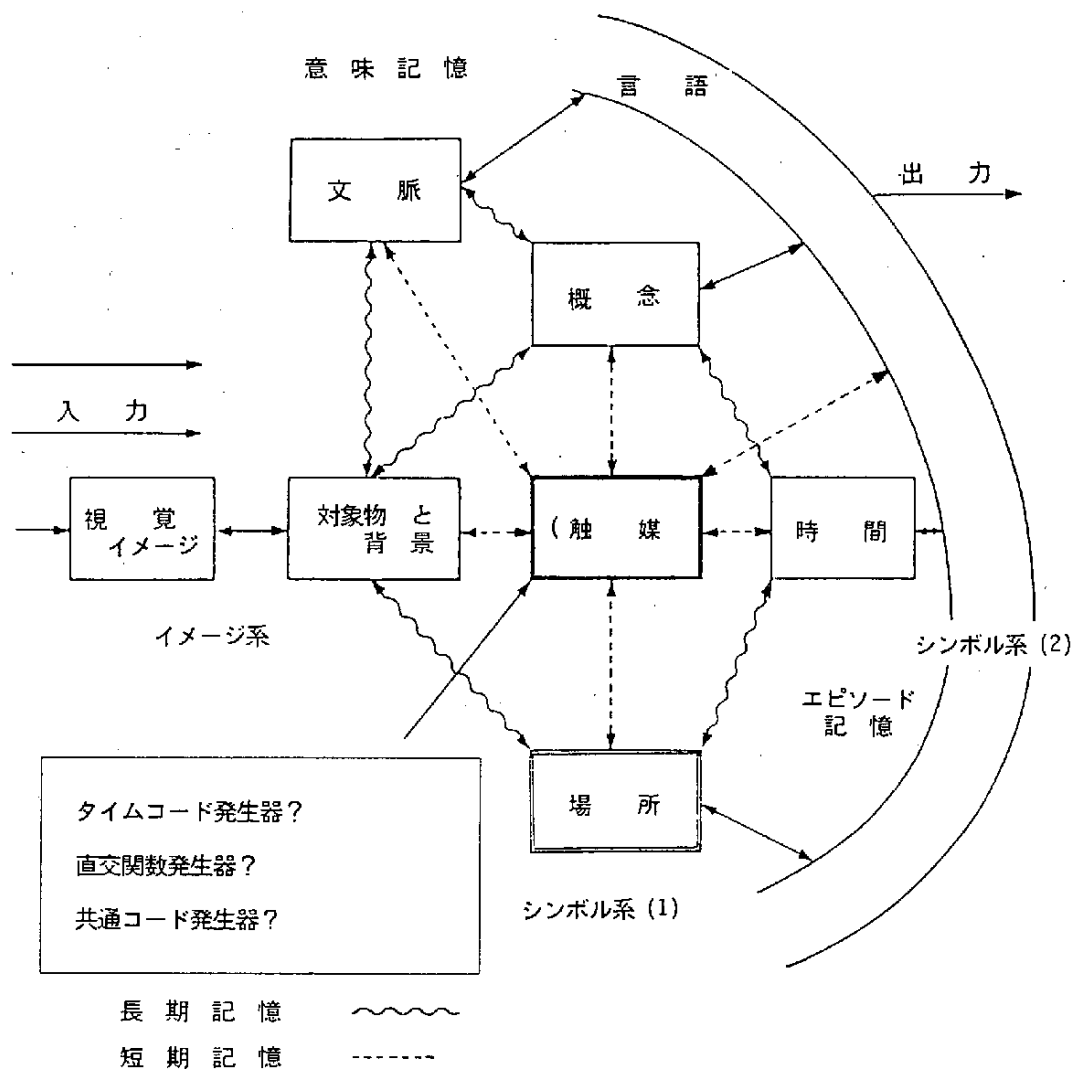


図4.1: 高次情報処理過程の仮説的モデル

① 研究誘導型概念モデルの研究

ブレイクスルー的研究成果が生まれるための1つの条件は、認識・学習・記憶に関する多くの仮説的概念モデルの提案であろう。その重要性は科学の歴史が示しているところである。

脳の高次機能に関しても、対象物の記憶に関する「おばあさん細胞仮説」と「分散表現仮説」が提案されており、また、海馬の近辺の機能に関する仮説としては、連想記憶メモリ説、アドレス発生説、短期記憶説、空間地図説、側頭葉連合野の制御説、触媒説などいくつか提案されている。しかしながらそれらの仮説にもとづいた理論的・実験的研究の展開は少ない。

わが国では、外国に比べて特に心理学的研究テーマを取り上げることや心理学者との交流が少ない。我々の目標が人間の高次情報処理機能の解明と実現にある以上、人間の脳機能の研究である心理学的アプローチは、必須である。

② 並列的多重表現とその統合メカニズムの研究

図4.1の入力部のイメージ情報から対象物のシンボル表現（ニューロン群？）に至る間に、情報は多数の情報処理系に分散・並列表現され、その後統合される。この間の情報表現・処理・統合のメカニズムに関する理論的・心理学的・生理学的研究は大変重要な研究である。以下に心理学的研究の例をいくつか紹介する。

外界情報は、脳に取り込まれ多くの処理系によって分散・並列処理されている。たとえば奥行き情報は、両眼の輻輳角、レンズの調節、両眼非対応、運動視差、明るさの勾配など多数の情報処理系によって並列に処理されている。これらがどのように統合されるかに関する研究は多数存在し、その規則性が、森（他）（1987）によって整理されている。ここでは、情報の並列表現は多重表現・多次元表現・多種類表現に分類されており、それぞれ排他的統合の原理・重ね合わせの統合の原理・制御的統合の原理が作用されていると論じられている。

これは、入力部に比較的近い感覚・知覚レベルにおける並列的多重表現の統合に関するものであるがパターン認識における部分パターンの統合に関する箱田（1990）の研究を次に紹介する。そこでは、チョウチョの体の大きさ、大きい羽の模様、小さい羽の模様をいくつか用意し、それらを組み合わせてできるチョウチョがいくつか被験者に提示された。その後、被験者の行うことは後から提示されたものが前に見せられたものかどうかを確信度で答えることである。驚くべきことに、実際には一度も見たことのないチョウチョの既知感が最も高かったということである。種々の解析の結果、部品の出現頻度の和（家族的類似度）が主原因であり、同時に提示された部品の組合せが原因では無かったということである。この実験は、部品の統合メカニズムの重要な鍵を提供していると考えられる。この種の心理学的研究は、21世紀の情報処理技術の発展には必須のものであるので、新情報処理プロジェクトでもぜひ取り上げるべきものである。

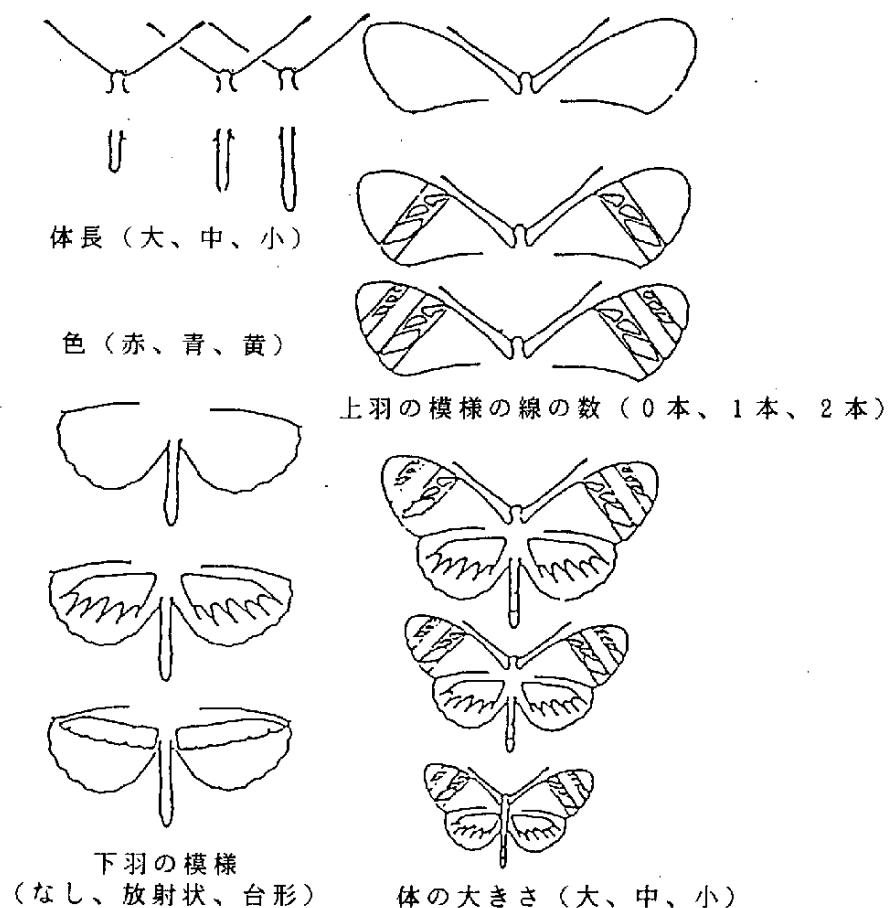


図4.2: 実験1において用いられた刺激と特徴（箱田，1989）

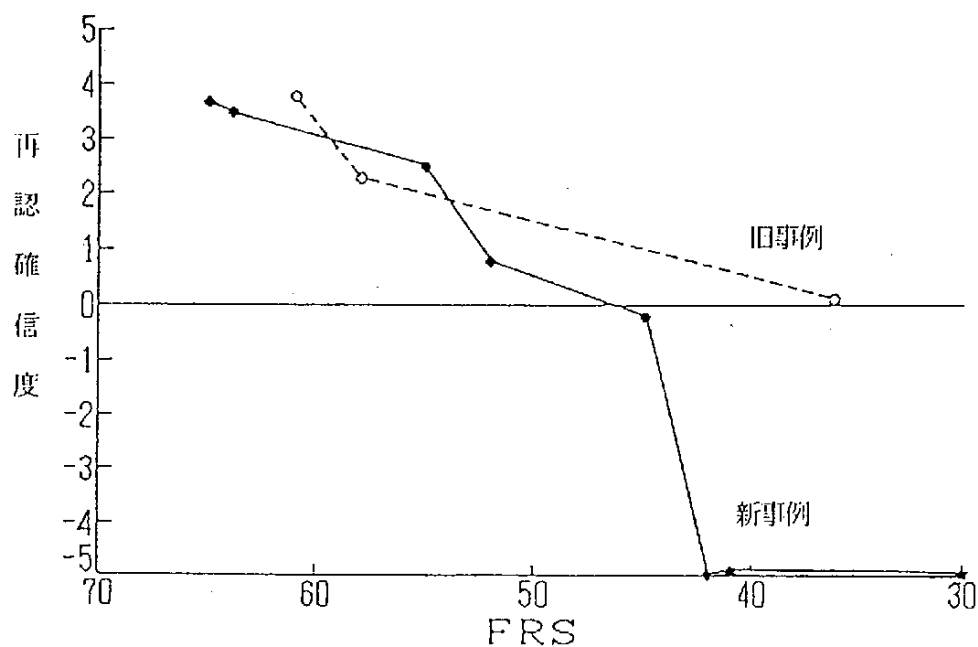


図4.3: 主観的類似度条件におけるFRS（家族的類似度）の関数としての再認確信度（箱田，1989）

③ 知識表現の研究

各概念は、それ単独ではなく、具体的対象物や出来事・場所・時間・状況（分脈）と深く連合することによって威力を発揮する。それらの連合メカニズムに関する研究が重要である。図4.1における概念を中心にしたあたりの研究がそれにあたる。

心理学では、意味のある1つの情報の塊をチャンクと呼んでいる。生体では、いくつかの小さいチャンクから大きいチャンクを構成することにより、少ない記憶でたくさんの情報を表現する手段が採られていると考えられる。したがって、基本チャンクにはどんなものがあり、それらがどのように組み合わされて、知識が表現されているかに関する認知科学的研究は、大いに奨励されるべきである。

④ カタライザーに関する研究

記憶・学習・認知における触媒的機能を有するもの（辺縁系など？）があるという仮説がある。その可能性に関する研究も重要である。

⑤ 入力情報と既知情報の相互関連メカニズムの研究

対象物を認識したり、状況判断したりするには、入力情報の既知の知識体系への位置付けが必須である。new/old 判定を含むこの種の研究は重要である。

⑥ 言語と他の表現との関連メカニズムの研究

外界の脳内表現は最終的にはシンボル(1)・(2)として表現されると思われるが、それら相互間のかかわりに関する研究は重要である。（注）図4.1では、言語とカタライザー間の点線が省略されている。

⑦ シンボル情報のイメージ化の研究

推論・思考などは、言語に誘導されたイメージを通して行っていると思われる。その意味でシンボル(1)(2)のイメージ化に関する研究も重要である。

⑧ 制約条件の抽出及び縮退表現に関する研究

外界の無限情報を有限の脳で効率よく取り扱うには何等かの手抜き処理が必要である。手抜き処理の1つは、入力部に近いところで生じるもの（知覚レベル）で、「不完全情報を取り込むこと」である。そこでは、多義性が生じるので、脳では何等かの仮説的規則（制約条件）を設定して不完全情報の欠点を補っているようである。手抜き処理のもう1つは、高次情報処理過程で生じるもの（認知・記憶・学習レベル）で、多数の状態を1つの状態に縮退させて記憶する部類のものである。その意味で各種制約条件の発見や情報の縮退表現（量子化を含）の発見に関する研究課題は極めて重要である。

知覚レベルにおける制約条件は、ゲシュタルトの法則や2次元視覚情報から3次元視覚情報の再現などいろいろ発見されているが、さらなる発展が望まれる。認知・記憶・学習レベルにおける情報の縮退表現の例としては、45、60～70、110～130の交差角度を持つ交差点が脳の中樞ではすべて90度であるとして縮退表現（量子効果）されているという知見がある。この種の研究は大いに発展させるべきと思われる。

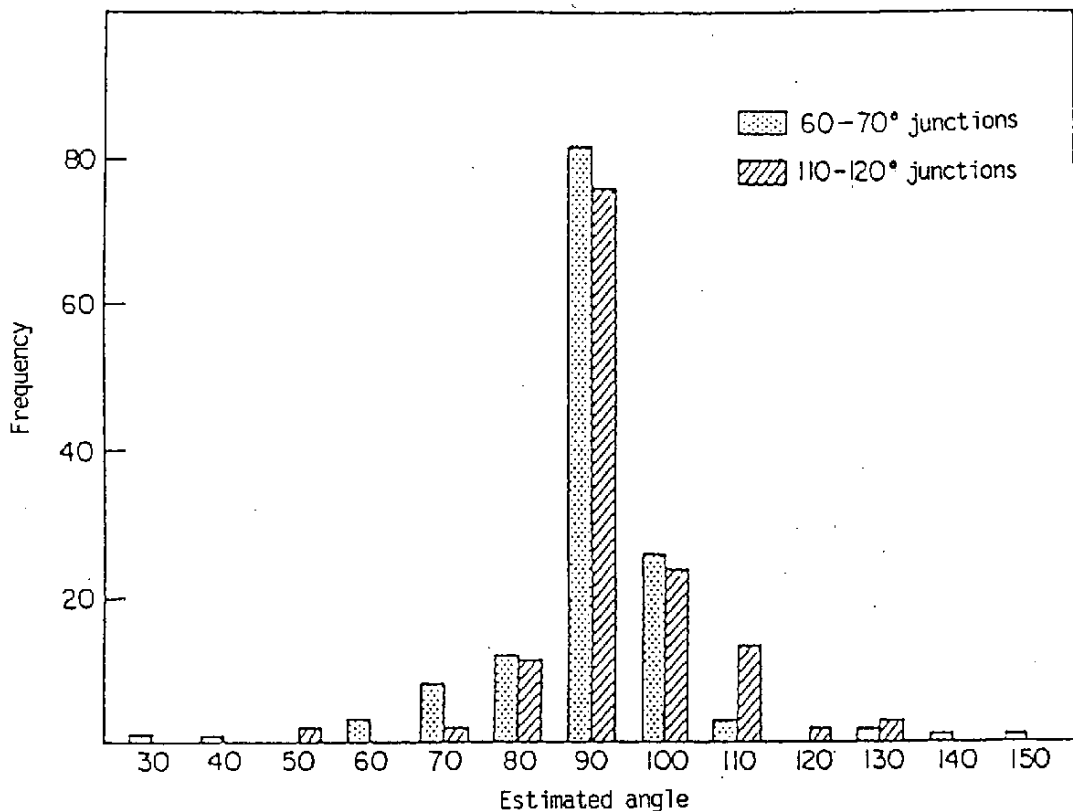


図4.4: Frequency distribution of estimations for urban road angles in the 60° ~ 70° and 110° ~ 120° ranges

(2) 味覚・嗅覚系における選択的認識

感覚情報処理機構の解明は視覚系を中心に展開されてきた。視覚情報の定量的取扱いが比較的容易であることなどがその原因であろう。しかし、視覚情報処理系に比べて、味覚および嗅覚系における情報処理機構については、明らかにされていない部分が圧倒的に多い。

味覚・嗅覚情報処理での重要な課題は、選択的認識の発現メカニズムである。たとえば、非常に数多くのしかも種類が違う味物質またはニオイ物質が、舌の味蕾や鼻の嗅細胞に押し寄せてきた状況を想定しよう。膨大な分子情報、しかも種類が違う情報を識別し、特定情報を選択的に認識できるのは、一体どのようなメカニズムによるのだろうか。

1つの問題は味覚細胞あるいは嗅覚細胞の選択性である。生体内の多くの受容体、たとえばホルモン受容体とか神経トランスミッタ受容体は、すぐれた選択性を特長としている。味覚細胞や嗅覚細胞の受容も選択的であろうか。すなわち、すべての味物質あるいはニオイ物質に対応した選択的レセプタが存在するかという問題である。

実際には、個々の受容細胞が数種類の物質に応答している例が多い。一方、選択的レセプタが見出されている例も多い。そこで、選択的受容と非選択的受容が併行して行われていると考えられる。

以上のような多重分子情報が、脳の受容野に投影され、認識される。味覚・嗅覚の認識メ

カニズムの解明には、多種多様な難問があるが、生物情報処理が大きな鍵を握っている。今や、そのメカニズム解明を強力に推進すべきときではないかと考える。

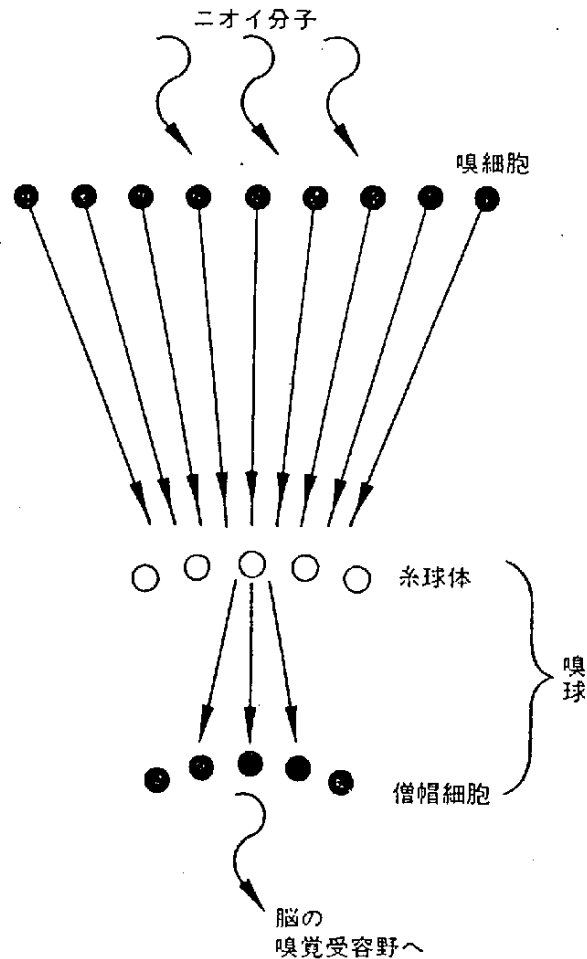


図4.5: 嗅覚における選択的認識

(3) 2次元神経細胞ネットワークの構築

神経細胞（ニューロン）のネットワークにおける情報処理を研究する対象として、脳の3次元組織は余りにも複雑である。可能であれば、もう少し単純なニューロネットワークを対象としたい。もちろん脳を離れれば、得られる情報も限定される。しかし、単純な系が実現すれば、ネットワークにおけるニューロンのダイナミックなメカニズムをさらに詳細に解明できると期待される。

アメフラシ、線虫など、ニューロン数の比較的少ないニューロネットワークを対象とするのも1つの道である。これとは別に、培養細胞を使って、人工基板の表面にニューロネットワークを形成するという構想がある。しかも、ニューロンの成長方向を設計した通りに制御しようとする構想である。もちろん、基板には種々のものが利用可能である。

相澤らは、ニューロンの成長方向を微小直流電圧で制御する方法を開発している。一例として、20ミクロン幅でガラス基板上に形成したIn203電極に、微小直流電圧を印加して、PC12細胞をNGF（神経成長因子）共存下で培養したニューロネットワークを図4.6に示す。

以上の構想には、いろいろな方法が適用可能である。この方法論を開発し、神経細胞ネ

ネットワークの2次元設計を種々の人工基板上に実現できれば、神経情報処理メカニズムの解明に、まったく新しい道をひらくことになるであろう。

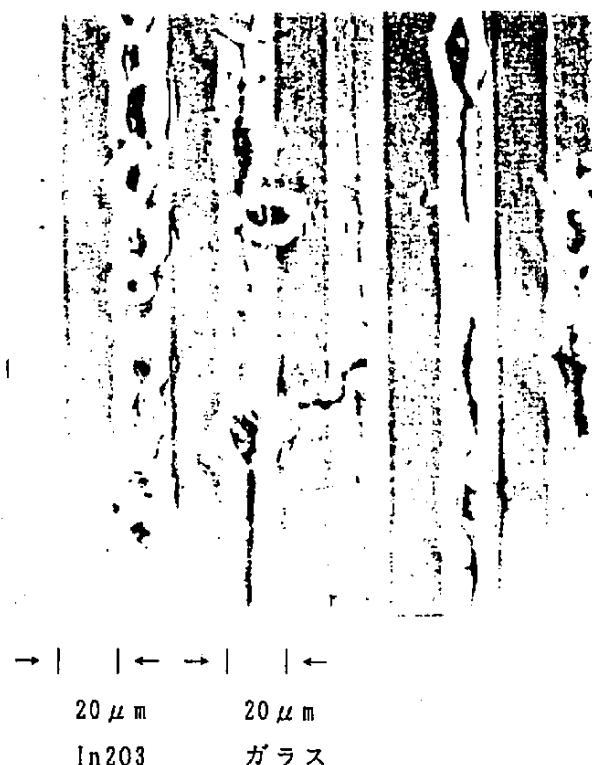


図4.6: 電気制御によって形成されたPC12細胞のネットワーク

4.1.2 統合型知的コンピュータに関する一考察

(1) はじめに

従来のフォンノイマンタイプの計算機が左脳型であるのに対し、ニューラル方式は右脳型と言われているが、今後の新しい情報処理の1つとして、両者を効果的に用いる統合型計算機のハードウェアおよびソフトウェアの開発が望まれる。この新しい計算機システムは、人間の思考過程が論理的な逐次処理と直感的な並列処理を用いていることに着目しており、人間の脳を模した計算機を開発するための重要な基礎研究課題である。本報告書では、左脳型と右脳型の計算機ハードウェアを統合する最も簡単なシステムの紹介を通じて、新しい情報処理手法の可能性と統合型計算機システムの必要性を考察する。さらに文字認識を例として、統合型計算機システムでは知識を容易に導入できる事を示す。

(2) 知的コンピュータとは[1]

① 機能と必要性

人間の脳が持つ偉大な機能として、各種の情報を連合して、与えられた状況を予測する想像力、および過去において収得した経験と、新しい発想を組み合わせる創造力がある。これら2つの機能は、人間の思考過程において極めて重要な役割を果たしており、前述した論理的な逐次処理を意味する左脳と直感的な並列処理に対応する右脳の両者を用いている

と考えられる。このような機能が新しい計算機システムに実現されれば、より人間に近い働きをすることが可能となり、従来の計算機が最も不得意としている画像や文字の認識問題等も解決する可能性がある。もちろん知的コンピュータの原理は、従来のフォンノイマンタイプの計算機でも実行可能であるが、莫大な演算量に起因する演算時間の点で、実用化は困難である。したがって、統合型知的コンピュータを開発するためには、現在のフォンノイマンタイプと光デバイス等を用いて作成する光ニューラルデバイスを組み合わせる事がきわめて有望である。

② 基本概念

知的コンピュータが持つ想像力機能に関する概念を説明するために、劣化した文字列あるいは単語の認識問題を考えてみる。劣化した文字を回復するために、ニューラル方式の1つであるホップフィールドタイプの連想メモリを用いるとすると、2つの方法が考えられる。その1つは、1文字ずつ認識する手法で、入力される文字パターンが持つ画素数のニューロンがあれば良いため、比較的容易にハードウェアを作成できるが、文字を正しく認識する可能性が劣化の程度に強く依存してしまうため、単語として無意味な結果になることがある。2つ目の手法は、上記の問題を解決するために文字列全てを1つのパターンとして認識する手法であり、この方法では文字の相互の並びや関係をネットワークが記憶するため、単語として正しく認識することが可能である。しかしこの方法では、文字列を1つのパターンとして取り扱わなければならないため、必要なニューロン数は、前述の手法に比べ非常に多くなり、数多くの単語を記憶させることは困難である。

一方、人間が劣化した文字列を認識する場合には、はじめに1文字ずつ文字を特定した後、意味が通じない候補を排除して、最も理にかなったものを選択することができる。このプロセスを分析すると、はじめに右脳的な並列処理により劣化した文字からそれに最も似たものを連想し、その後左脳的な論理の判断により、無意味な単語の連想を禁止して、あるいはより積極的に意味のある単語を想像して、再度文字の連想を試み、最終的には意味のある単語を認識している事が分かる。このことは、右脳と左脳の両方を統合することにより可能となる機能であり、ここで紹介する統合型知的コンピュータの基本概念となる。

③ 基本原理

前述の概念を持つ統合型知的コンピュータを実現するための原理を説明するために、図4.7に示す簡単なブロック構成を想定する。このシステムでは、入力された文字画像は、順次並列処理部で1文字ずつ連想され、その後論理処理部においてその結果の妥当性を判断する。連想された文字列が、リーズナブルでないと判断された場合には、論理処理部が持つ知識ベースを用いて疑わしい文字を抑制するとともに、候補となる文字の可能性を考慮した再連想を並列処理部に依頼する。これが、知的計算機のもっとも簡単な処理手順である。以下では、このような機能を実現する原理を具体化するために、並列処理部にホップフィールドタイプのニューラルメモリを想定して説明する。

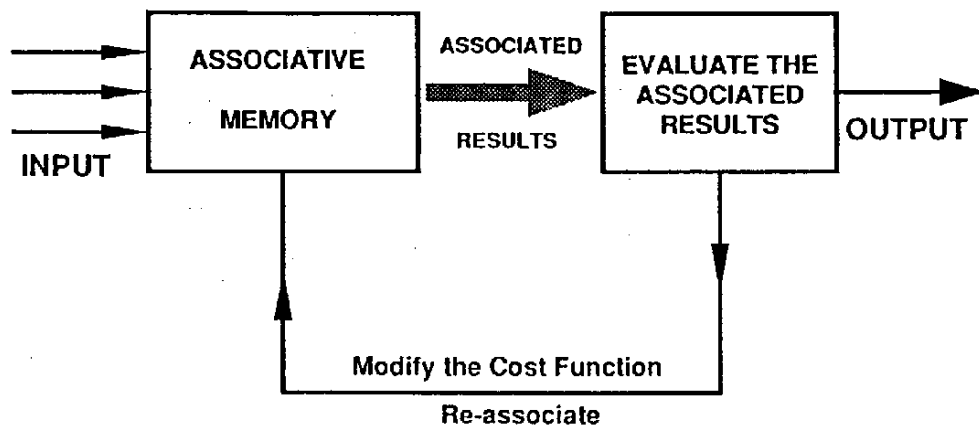


図4.7: 知的コンピュータのブロック図

入力信号は、はじめに連想メモリ等により並列処理され、その後逐次的な論理処理によりその結果が評価される。並列処理部により得られた結果が望ましくない場合には、並列処理部に何らかの条件を返して、再処理を依頼し、最終的には最も理にかなった結果を得る。

(a) ホップフィールドタイプのエネルギー関数[2, 3]

ホップフィールドタイプのニューラルメモリは、記憶されたネットワークの重みマトリクス T_{ij} により次式で記述されるエネルギー関数を有している。

$$E = -\frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n T_{ij} V_i V_j + \sum_{i=1}^n U_i V_i \quad (1)$$

ここで U_i 、 V_i はそれぞれ i 番目のニューロンの閾値およびその状態を示している。そして、ある入力信号が各ニューロンに割り当てられると、系自体が(1)式のエネルギー関数を小さくするように変化し、記憶した信号に近い安定点に到達する。このプロセスは、文献4に示されるように光ニューロデバイス等を用いて高速に行うことができる。

(b) 外部からの知識導入

外部からの知識を導入するために、(1)式で与えられるエネルギー関数 E_0 に、知識を定式化した項 E_1 を付加して、新しいエネルギー関数を定義する。

$$E = E_0 + E_1 \quad (2)$$

付加されるエネルギー関数の E_1 は、全てのニューロンの関数とすることができるため、例えば前述の文字の想起に関する問題等でしばしば指摘されるローカルミニマムを抑制したり、意味の無い単語の出力を排除することが可能である。ローカルミニマムを抑制する時は、 E_1 としてローカルミニマムとなる文字パターンに対応する各ニューロンの閾値を変化させ、そのパターンを発生し難くする。また反対の場合として、想起される文字が予想される時は、そのパターンが発生しやすくなるように閾値を変化させる。このように、 E_1 はその符号を変化させることで、パターンあるいは情報の種別に依存して想起を抑制したり、奨励することができる。これは、はじめに述べた人間の想像機能の最も簡単な一例で

ある。

(3) 計算機シミュレーション

ここで紹介している知的コンピュータの原理を確認するために、計算機シミュレーションを行いその結果を示す。はじめに、図4.8-(a) に示される11×11ピクセルのアルファベット26文字をホップフィールドタイプの連想メモリに記憶させる。そして、次に図4.8-(b)の40単語を意味のあるものとして定義する。用いられる入力像は、図4.8-(c)のINPUTと書かれた単語で、人間は、定義されている40単語から容易に正解となるtypeを認識することができる。用いられている連想メモリは、26文字のみを記憶しており、単語としての認識はできないため、入力となる4文字を順次別々に連想させる。図4.8-(c)のstep-1は、こうして得られた結果である。この結果の2番目と3番目の文字は、連想メモリが持つローカルミニマムであり記憶している26文字に対応していない。そこで、このパターンに対応するニューロンの閾値を変化させて、元の入力パターンから再連想を行う。同様なプロセスを経て、step-2に示されるteoeの結果を得る。得られた結果は、知識に対応する単語の辞書と比較され、意味が認められれば最終結果となる。しかしこの例では、teoeが定義されていないため、辞書の単語との類似度を用いて新しいエネルギー関数を再び定義する。以上のプロセスを繰り返して、最終的にはstep-5で示されるtypeの正解を得ることができる。以上のステップの概念を図4.9に示す。ここで記されているコスト関数は、(2)式のエネルギー関数と同じ意味である。

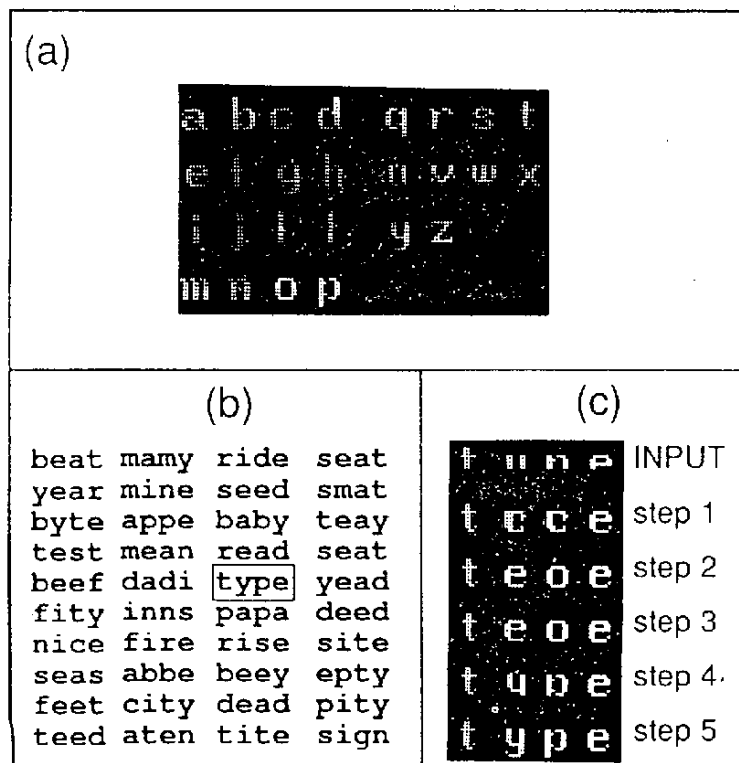


図4.8: 計算機シミュレーションに用いた単語とその結果

- (a) ニューラルネットに記憶された26文字のパターン
- (b) 意味のある単語として定義された40語
- (c) 下半分を隠された入力像とその結果。この例では、系が持つエネルギー関数は5回の変更を受けて、最終的に正しい答えを出力している。

図4.8、図4.9に示される例は、最も簡単な場合であるが、すでにニューロン数および登録される単語等を増やした場合にも、計算機シミュレーションにより良好な結果が得られている。また、東京工業大学と三菱電機の共同研究グループでは、光ニューロチップを用いた実験システムが構築され、上記の原理が良好に働くことを実験的に確認している。

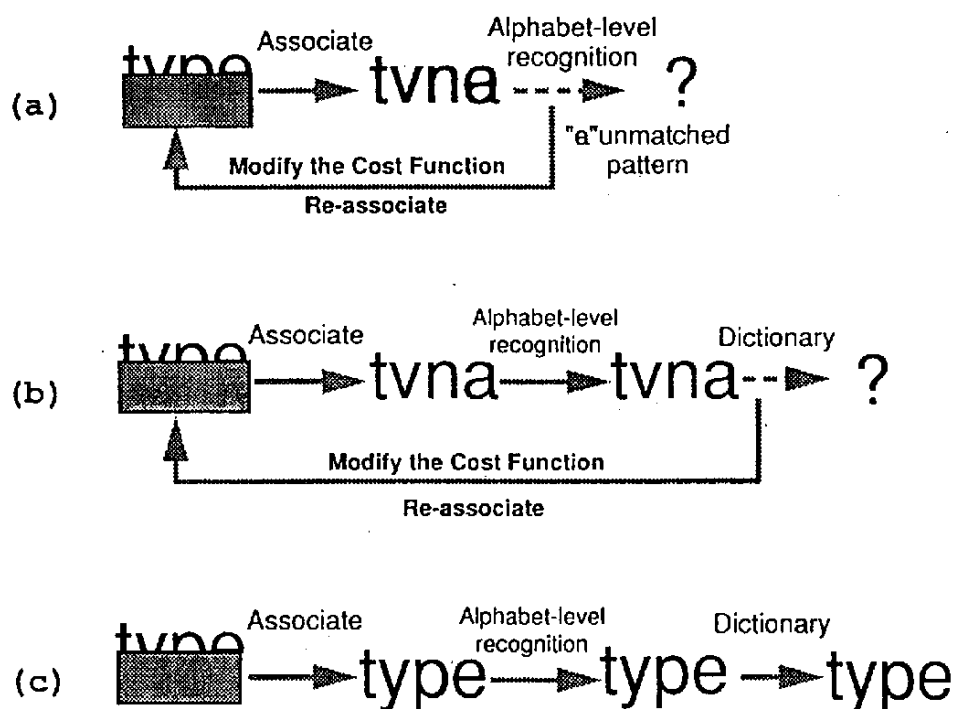


図4.9: 図4.8に示されるシミュレーションによる各プロセスの概念図

- (a) 入力された4文字を独立に連想して得られた結果の1例。この場合には4番目の文字が定義されていないためこの文字の連想に対してエネルギー関数の変更が行われる。
- (b) 次のステップとして連想された4文字は全て定義されているが、単語として無意味であるため、記憶されている単語の類似度を用いてエネルギー関数を再び変化させ、再連想を行う。
- (c) 最終的に得られた正しい結果。
これら一連の処理は、ニューラル方式と論理処理を統合することにより高速に実行することができる。

(4) まとめと研究課題

本稿では、右脳型の超並列処理と左脳型の逐次論理処理を統合して、知識を導入できる高速な新しい情報処理の一例を紹介した。ここで述べた手法は、光技術等を用いて実用化される光ニューロデバイスと従来のCPUを有機的に組み合わせることを想定しているため、実用的な新しい情報処理システムを構築できると予想される。また本手法の基本概念は、人間が持つ複雑な情報処理機能を処理系が持つエネルギー関数として表現することであり、複数の処理ユニットを組み合わせにより高度な処理を実現できると思われる。

本手法に関係する重要な研究課題としては、

① 創造力の原理解明

- ② 知識の定式化手法の確立
 - ③ 処理ユニットのモジュール化と最適システムの設計
 - ④ 感情や理性等の感性に関わる機能の解明
 - ⑤ AI等の知識処理手法との結合
- 等があげられる。

[参考文献]

- [1] Lu, X., Ohyama, N., Yamaguchi, M., Oita, M., Ohta, J., Kyuma, K. and Honda, T.: Re-association with Logical Constraints in Hopfield-type Associative Memory, JOSA-(a) under contribution.
- [2] Hopfield, J. J.: Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities, Proc. Natl. Acad. Sci., USA, Vol. 79, p. 2554-2558 (1982).
- [3] Hopfield, J. J.: Neurons with graded response have collective computational properties like those of two-state neurons Proc. Natl. Acad. Sci. USA, Vol. 81, p. 3088-3092 (1984).
- [4] Oita, M., Takahashi, M., Tai, S. and Kyuma, K.: Character recognition using dynamic optoelectric neural network with unipolar binary weights Opt. Lett., vol. 15, p. 1227-1229 (1990).

4.2 運動系におけるデータ表現と自律的運動形成

4.2.1 ニューラルネットによる運動制御とシンボル処理

(1) ニューラルネットと制御技術－運動制御の計算理論とは？

IEEE Control Systems Magazine 誌 1990 年 4 月号は、制御技術におけるニューラルネットの特集である。

編集者のノートルダム大学の Antsaklis 教授は、特集の主旨を次のように書いている。要約してみると「著しいあいまいさを伴った複雑なダイナミカルシステムの制御、あるいは、高次の意志決定・計画・学習などの問題を含んだ制御は、従来の制御理論や制御方式では解決困難なことが多い。一方、生体は、あいまいさ、複雑さ、強い非線形性を対象にした制御を巧みに行っている。そこで、生体のモデルとしてのニューラルネットに、生体制御系の特徴、すなわち、階層性、モジュール構造、分散形計算、感覚・運動統合などを取り込むことによって、制御問題の困難をブレイクスルーできるかも知れない。私たちは、ニューラルネットの素人であるが、この辺で、制御問題での能力の検討を始めてもよいのではないか。この特集をその出発としたい」と結んでいる。

この特集には、自動車、プラント、ロボットなどの制御にニューラルネットを応用したいくつかの事例が紹介されている。決して網羅されているわけでないが、現状を知るには

便利である。

さて、現在の脳モデルの研究の特色の1つは、計算論的アプローチである。これは、D. Marrがビジョンという著書の中で提案した脳研究の方法論である。

彼は、脳における情報処理のメカニズムの研究が次の3つのレベルに分けられるとした。

①たとえば、視覚によってものの形を認識するとき、脳は何らかの計算を行っているはずである。一体、どのような情報処理の計算をしているのか？ このレベルを脳の情報処理の計算理論という。

②次のレベルは、計算の対象となる情報が脳内でどのように表現されているか？ 計算のアルゴリズムはどのようなものか？ すなわち、脳内の情報表現とアルゴリズムの研究である。

③そして、アルゴリズムを実行するハードウェア（生体ではウェットウェアと呼ぶのが適当であろうが）の研究である。

では、運動系における計算理論とは何か？

随意運動の発現の過程は、目標の設定、作業空間での運動軌道の計画、その計画の関節角への変換、関節を目標通りに回転させるに必要な運動指令の計算、そして運動制御の実行という5段階に分けられる。

たとえば、テーブルの上のコップの中の水を飲むことが意図されたとする。コップが平面上の点Tに置かれていて、同一平面上の点Sにある手先をそこまで移動させることを考えよう。脳は、視覚でコップの位置や障害物の有無を確かめ、望ましい手先の軌道 $x_d(t)$ 、 $y_d(t)$ を計画する。次に、脳は、作業空間で計画された目標軌道を、各関節の角度 $\theta_{1d}(t)$ 、 $\theta_{2d}(t)$ 、 $\theta_{3d}(t)$ に変換する。第4の段階は、関節角として与えられた目標を実現するために必要な、関節に与えるトルク T_1 、 T_2 、 T_3 の計算である。

そして、最後の段階は、いま計算したトルクを供給して、各関節を回転させる。もし、目標通りに回転しなければ、トルクの計算し直しである。この部分は、普通は、フィードバック制御で行われる。ここでロボティクスの用語を用いると、トルクを与えて関節角を求めることをダイナミクス、関節角から手先の位置を求めることをキネマティクスというが、脳が解かなければならない問題は、手先の位置から関節角を、関節角からトルクを求めることであるから、それぞれ、逆キネマティクス、逆ダイナミクスの問題になる。それと、最初の最適軌道計画の問題である。逆問題を解くときの大きな困難の1つが、冗長性のため、解がユニークに求まらないことである。

逆ダイナミクス問題については4.2.2（川人）に紹介されているので、ここでは最適軌道計画問題について簡単に紹介しよう。

（2）随意運動における不定性と最適制御問題—冗長な手をうまく動かす仕組みは？

多関節の骨格構造を多数の筋肉の収縮によって動かすため、随意運動には冗長な自由度があり、逆キネマティクス、逆ダイナミクスを一意に解くことができない。これを随意運動の不定性という（indeterminacy）。これは1967年Bernsteinによって指摘されたといわれているが、カントの純粹理性批判にも記載されているという人もいる。

とはいえ、生体はこの不定性をうまく解決している。では、どのようにして自由度を減らしているのか？ その方法はいく通りがある。

①階層構造を組み、上位から下位への拘束条件を与える。

②共同して、あるいは、拮抗して活動する筋肉の組を決める(Synergie)。

生体ではこの共同関係が固定せず、文脈に応じてフレキシブルに変わり得るところに特徴がある。

③フィードバック制御を取り入れる。

④評価関数を決め、最適化問題に帰着させる。

ここでは、2次元の手先の移動についての最適軌道制御の問題を紹介しよう。

ここでの手先の移動運動とは、手先を一定の時間で、始点から目標点まで平面上を移動させることである。途中、障害物が置かれたり、経由点が指定されることもある。このような運動をReachingという。

さて、始点と目標点を結ぶ経路は無数にあるが、行動実験の結果は、ほぼ直線軌道をとることが、MITのBizziらのグループによって明らかにされている。このことから、人は、ある評価関数を最適にするようにReaching運動の軌道を選んでいるという仮説が立ち得る。

同じMITのHoganらは、手先の移動ができるだけ滑らかになるように経路が決まるという躍度最小モデルを提案した。この最小化問題の解は正確に直線になり、速度プロフィールもベル形となり、行動実験の結果とよく一致した。

しかし、体の前面で行う自由な運動についてはよく一致するが、手を側方にのばした状態から前面に移動させるとき、行動実験では直線とならず、躍度最小モデルには限界のあることがわかった。

躍度最小モデルが、腕のキネマティクスのみで決まり、ダイナミクスが関係しないことに疑問をもった宇野は、トルク変化最小モデルを提案し、その解を広義ニュートン法によって数値的に求め、行動実験と比較した。その結果は、手を側方に伸ばした運動のみならず、経由点を指定した運動、抗力を伴う運動など広い範囲で、よりよく実験結果と一致することがわかった。

そこで次の課題は、トルク変化最小軌道をニューラルネットで生成することである。宇野、川人、張、前田、北野、中村らがこの問題に挑戦した。

その結果、彼らはカスケード形ニューラルネットワークを提案した。

まず、制御対象の順ダイナミクスの学習が行われる。トルクがニューラルネットと制御対象とに与えられる。そこで、各時刻毎に、制御対象からの出力とニューラルネットの出力が一致するように、ニューラルネットの3層間の結合係数を誤差逆伝播法によって修正する。その結果、ニューラルネットは制御対象の順ダイナミクスを学習したことになる。

次に、学習済みのニューラルネットを用いて、トルク変化最小軌道を生成する。ニューラルネットの出力側に、目標点、経由点、障害物の情報などを与え、各出力と目標値との誤差をニューラルネットを通して入力側に逆伝播する。また、トルクを入力するニューロン同士を電気抵抗で連結する。その結果、入力層のトルクニューロンの状態は、トルクの時間変化を最小にし、かつ、出力側の条件を満足するように収束することが証明できる。

(3) パターンの世界とシンボルの世界をどうつなぐか？

ニューラルネットによる研究では、パーセプトロンに代表されるように、データと情報

処理・制御のからくりを、ネットワーク上のニューロンの状態あるいはニューロン間の結合状態のパターンとして表現している。一方、人工知能の研究は、シンボルや言語を対象としている。

この2つのアプローチには大きなギャップがある。

パターンにしろシンボルにしろ、いずれも同じ脳が扱っているものであるから、いずれは、ギャップも埋まるであろうが、現状では、シンボルを表現するニューラルネットの答が出ていない。しかし、もし、このギャップが埋まれば、情報処理技術の飛躍的な発展が期待できる。

随意運動を制御するニューラルネットの研究を通し、リズム運動、随意運動、シンボリックな運動と追ってみると、シンボルを表現するニューラルネットの構造が見えてくることが期待され、ここにパターンとシンボルを結ぶ1つの手がかりがあると考えられる。

ところで、先に紹介したIEEE Control Systems Magazine 誌の「特集：ニューラルネットと制御技術」で、プリンストンのRobicon Systems Inc.の Handelman、プリンストン大学のGelfand 教授らは、知識ベースシステムとニューラルネットを階層的に組み込んだマニピュレータの制御システムを提案している。これは、シンボルの世界とパターンの世界を結ぶ試みとして注目される。

人間の動作は、叙述的な動作と、反射的な動作に分けられる。彼らは、前者を知識ベースシステムで、後者をニューラルネットで制御し、両者の調整を知識ベースシステムに分担させるという方式をとっている。シンボルをニューラルネットで表現し、処理するというものではないが、シンボル系とニューラルネット系それぞれの特徴を生かした効率的でかつ適応能力のある制御系を構成している。今後の発展が期待される方向といえよう。

4.2.2 ニューラルネットによる運動系の逆ダイナミクスの学習

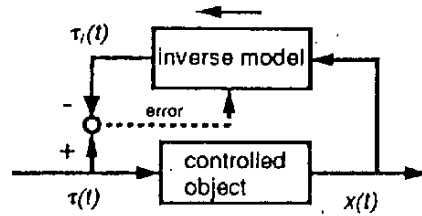
(1) 運動制御の教師あり学習

神経回路モデルによる運動制御の最大の魅力は運動学習である。神経回路モデルの学習では、教師が正解に関する情報を与えてくれる教師あり学習と、教師がいない教師無し学習とを区別する。教師有りの運動学習は、高等動物、特にヒトでは最も重要である。たとえば、親が子に言葉の発音を教えたり、スポーツの初心者が熟練者の真似をするなどの例がある。ほとんどの場合に、教師は、生徒に、運動司令つまり筋肉へ伝えられる神経パルス列を直接示すことはできない。お手本となる運動パターンは、視覚や聴覚を通して観測できる。しかし生徒（つまり運動制御を行う神経回路）は、実現された運動パターンのお手本からのずれはわかるが、運動司令そのものの誤差を直接知ることはできない。

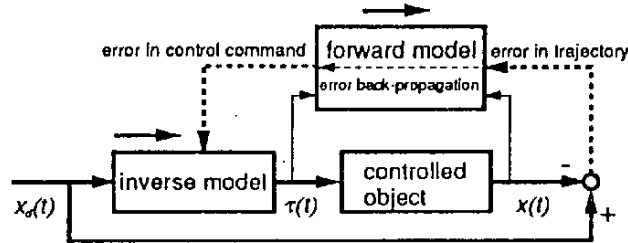
神経回路モデルを用いた学習制御の多くの例では、制御対象の逆モデルを学習で獲得する。逆モデルは制御対象の入出力を入れ換えたシステムの内部モデルである。逆モデルに目標軌道を入力すれば、理想的なフィードフォワードコントローラとして使える。

制御対象の逆モデルを学習するための主要な計算スキームとして、図4.10に示した3つがある。これらの計算スキームは、逆モデルにどのような神経回路モデルを具体的に使うかという選択とは独立している。

a. direct inverse modeling



b. forward and inverse modeling



c. feedback error learning

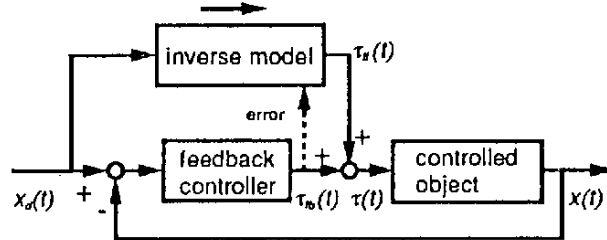


図4.10: 制御対象の逆システム内部モデルを学習するための3つの計算スキーム

第1は、aに示した、制御対象に適当な運動司令を入れて、その結果得られる軌道を逆モデルへの入力とし、実際に与えた運動司令を逆モデル出力の教師信号にするものである。つまり制御対象の入出力を入れ換えて、逆モデルの入出力とするわけで、最も単純明快な方法と言える。この方法を、Jordan[1]にしたがって直接逆モデリングと呼ぶ。

直接逆モデリングは、古くから研究されてきたが、いくつかの欠点がある。第1に、特定の目標軌道を与え続けても、それが学習によって厳密に実現される保証(目標指向性)がない。第2に、制御対象に冗長性がある場合の、不良設定な逆キネマティクスや逆ダイナミクス問題を解けない。これ以外にも問題があって、神経系で使われているとは考えられないし、工学的な実用性にも疑問がある。

bに示したのは、JordanとRumelhartによって提案された順逆モデリング[1]のアプローチである。まず、制御対象の順モデルを学習した後で、それを通して、作業座標での誤差を逆伝搬して、運動司令の誤差に変換し、これを誤差信号として逆モデルを学習する。これは、目標指向性や冗長性に対処できる長所を持っているが、順モデルをまず学習しなければいけないことと、それを通して作業座標の軌道誤差を逆伝搬する点が大変である。順逆モデリングは、関数空間の最急降下法と見なせる。ダイナミクスがある場合には、順モデルを通しての誤差逆伝搬は、制御対象の随伴系を表す微分方程式を時間逆向きに積分する事に対応していて大変である。

(2) フィードバック誤差学習スキーム

我々が、小脳、赤核、大脳皮質運動野、トランスコーティカルループのモデルとして、1982年から提案しているのがフィードバック誤差学習スキームである[2, 3]。

目標軌道が図4.10のcに示すように、逆モデルとフィードバックコントローラの両者に与えられる。学習前には、制御は主にフィードバックコントローラからの出力によって行われる。

基本的なフィードバックループの上に、フィードフォワードコントローラとしての、逆モデルが重畳されている。逆モデルは、シナプス荷重 w を可変パラメータとして持つ神経回路モデルの中に、制御と同時にシナプス荷重を学習によって変化させて獲得されていく。

逆モデルは、目標軌道 x_d 、速度 dx_d/dt 、加速度入力 d^2x_d/dt^2 から、そのときのシナプス荷重 w にもとづいて、フィードフォワード運動司令 $u_{ff} = f(w, x_d, dx_d/dt, d^2x_d/dt^2)$ を計算して出力する。

関数 f は、具体的にどのような神経回路モデルが逆モデルに使われるかに依存して決まり、つまりフィードバック誤差学習は逆モデルを具体的に構成する神経回路モデルより上のレベルの学習スキームである。

制御対象には、フィードバックコントローラからのフィードバック運動司令 u_{fb} と、逆モデルが計算するフィードフォワード運動司令 u_{ff} の和が与えられる。ここで、逆モデルの獲得は、次式で表されるフィードバック誤差学習則によって行われる。

$$dw/dt = (df/dw)^T u_{fb}$$

この式を、教師あり学習則として良く知られているWidrow-Hoff 則などと比べると、フィードバック運動司令が、逆モデルを学習するための運動司令の誤差信号として働いていることが分かる。

フィードバック誤差学習は、関数空間の広義ニュートン法と見なせる[4]。この見方からすれば、フィードバックコントローラは、制御対象の近似的で線形な逆モデルを提供しており、作業座標の軌道の誤差を運動司令の誤差に変換する役割を果たしている。

フィードバック誤差学習スキームでは、学習と制御が同時に行える。さらに、目標指向性を持っていることも証明できる[4]。つまり、シナプス荷重は逆モデルを与えるという意味で最適の値に収束し、それと同時に、実現された軌道は目標軌道に収束することが証明できる。証明では、学習方程式を確率微分方程式と見なし、シナプス荷重の変化が軌道の変化と比べて十分遅いという仮定のもとにその平均化方程式を導き、それにリャプノフの安定性理論を用いる。

(3) フィードバック誤差学習によるロボットの学習制御

古川和憲、宮本弘之、瀬戸山徹、加納誠、片山正純、五味裕章、川人光男、鈴木良次[2, 3]らは、1984年頃から、シュミレーションや実際の制御実験で、フィードバック誤差学習スキームが有効であることを示してきた。

制御対象としては、産業用マニピュレータとしてPUMA 260、キネマティクスに冗長性を持つものとして手先に余分な自由度を持たせたPUMA、そしてダイナミクスに冗

長性を持つものとして、ブリジストン製のラバチュエータ・ソフトアームなどが使われた。

逆モデルとしては、様々な非線形変換をあらかじめ用意した2層の神経回路モデルや、3層パーセプトロン、あるいはRBF(Radial Basis Function)など3種類の神経回路モデルを使っている。いずれの場合にも、フィードバック制御をはるかに上回る学習制御に成功して、フィードバック誤差学習の有効性が示されている[2, 4, 5]。

特に片山らは[5]、ラバチュエータ・ソフトアームを用いた軌道制御実験で、フィードバックコントローラに擬似逆行列を用いることで、宇野洋二、川人光男、鈴木良次が提案している筋張力変化最少軌道や運動司令変化最少軌道が近似的に実現されることを示した。

(4) 小脳のモデルとしてのフィードバック誤差学習

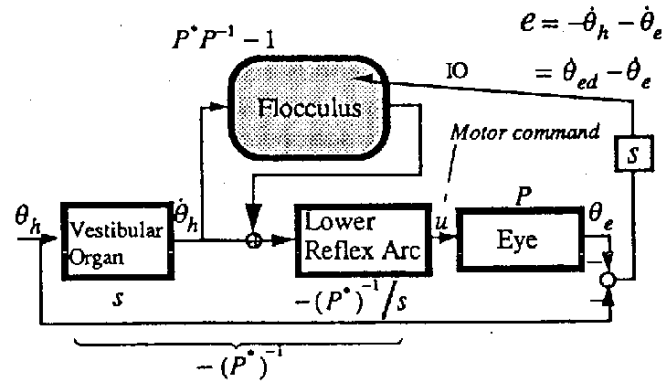
フィードバック誤差学習は、図4.11のdに示すように、元々は、小脳外側部と小細胞性赤核のモデルとして提案された。逆モデルは、小脳外側部に、フィードバックループはトランスコーティカルループに、フィードバックコントローラおよびフィードバック運動指令とフィードフォワード運動司令を足し合わせる部分は脳皮質運動野に対応する。

小脳は、解剖学的にいくつかの部分に分かれていて、しかもその入力と出力が画然と分かれているので、各部位で運動制御に果たす役割は異なっている。しかし一方で、小脳皮質内の神経回路網の細胞レベルでの構造は、一様であるから、本質的な情報処理原理は、部位に依存しないと考えられる。

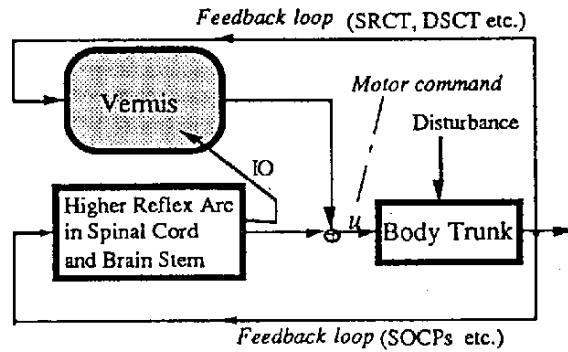
図4.11のaとbとcには、フィードバック誤差学習スキームで、小脳片葉と小脳虫部および小脳中間部の機能が理解できることを示している。五味裕章らは、フィードバック誤差学習スキームが、不安定制御対象を含む閉ループの、モデル規範形適応制御に適用できることを見いだした。その制御ダイアグラムは、図4.11のbに示すように、小脳虫部の姿勢制御の適応機構のモデルと見なせることも指摘されている。

小脳の適応機構で最も有名なものは、伊藤正男らの研究[6]と藤田昌彦のモデル[7]によって明らかにされた、前庭動眼反射を適応的に修飾する小脳片葉のシナプス可塑性であろう。このシステムには、フィードバックループはないから、フィードバック誤差学習の枠組みでは理解できないように見える。視覚システムは、網膜上の像のブレから、頭と眼球の動きの和の速度を計測している。実はこれは、眼球運動にとって望ましい軌道、つまり頭の運動の符号をひっくり返した軌道から実際の眼球運動をひいて、時間微分を取っていることになる。これは、微分形のフィードバックコントローラが計算する運動司令の誤差そのものである(図4.11のa参照)。したがって、小脳片葉の可塑性も計算論的にはフィードバック誤差学習で、もう少し一般的に言えば関数空間の広義ニュートン法として理解できる[4]。

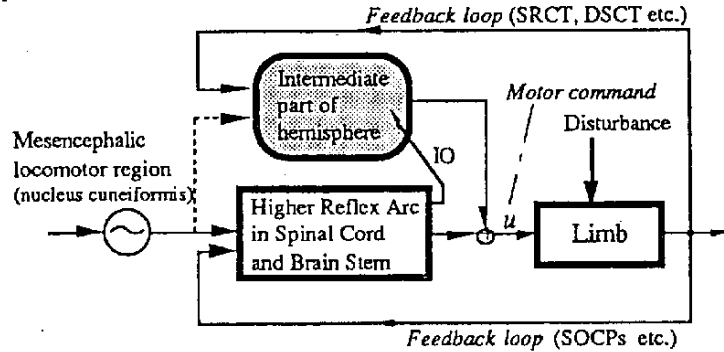
a. Adaptive Modification of Vestibulo-ocular Reflex



b. Adaptive Control for Posture



c. Adaptive Control for Locomotion



d. Learning Control for Voluntary Movement

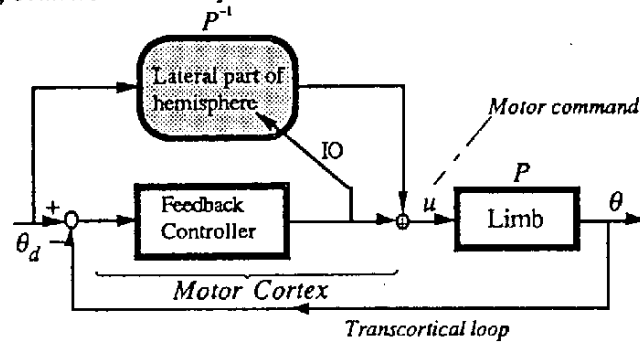


図4.11: 小脳の異なる部位の異なる入出力と機能が、フィードバック誤差学習の枠組みで統一的に理解できることを示したブロック図

[参考文献]

- [1] Jordan, M. I. : Supervised learning and systems with excess degrees of freedom, COINS Technical Report, Vol. 88-27, pp. 1-41 (1988).
- [2] Kawato, M., Furukawa, K., and Suzuki, R. : A hierarchical neural network model for control of voluntary movement, Biol. Cybern., Vol. 57, pp. 169-185 (1987).
- [3] Tsukahara, N., and Kawato, M. : Dynamic and plastic properties of the brain stem neuronal networks as the possible neuronal basis of learning and memory, in Competition and Cooperation in Neural Nets, eds., Amari, S. and Arbib, M. A., Springer New York, (1982). 430
- [4] Kawato, M. : Feedback-error-learning neural network for supervised motor learning in Advanced Neural Computers, ed., Eckmiller, R., Elsevier, Amsterdam pp. 365-372 (1990).
- [5] 片山正純, 川人光男: 筋肉・骨格系の運動制御を行う並列階層制御神経回路モデル, 電子情報通信学会論文誌, Vol. J73-D-II, pp. 1328-1335 (1990).
- [6] Ito, M. : The Cerebellum and Neural Control, Raven Press, New York (1984).
- [7] Fujita, M. : Adaptive filter model of the cerebellum, Biol. Cybern. 45, pp. 195-206 (1982).

4.2.3 メモリベース制御によるロボット運動の自律的形成

(1) はじめに

① ロボット工学の現状

1980年代はロボット工学が飛躍的に進歩した時代であった。多くの新しい理論的研究が発表されたばかりでなく、作業現場においてもロボットは広く利用され、特に製造業では必須の要素となっている。しかしながら、そのロボット工学の発展の内容を詳細に眺めると、工場等の非常に限定された環境において利用されているだけであり、人間とのふれ合いのある環境ではほとんど使用されていないことに気が付く。また、1980年代よりロボット工学に関係する国際会議なども世界の各地で開催されており、多くの研究発表がなされているものの、ロボットが実現できる作業は非常に限定されているのが現状である。

人間に代わって、人間の作業の多くを実行できるロボットを実現するためには、人間の筋肉のような高性能なアクチュエータが必要であることが指摘されてる。また、アクチュエータの問題と共に不確実な環境においても作業を完成できる作業戦略、判断、認識等の能力の必要性が強く求められている。1980年代からのロボット工学においては、あるモデルにもとづいてロボットの解析や設計が実行されるものが主流であった。たとえば、リンク構造の運動学や動力学においてはロボットを剛体リンクのモデルとして解析し、制御方式もこれらの解析にもとづいて行われた。したがって、このようなモデル化が容易な問題については数多くの研究があり、様々な方法が確立しつつある。しかしながら、従来のモデリング手法ではモデル化が困難な問題、たとえば力学的環境が未知で複雑な外界との接

触動作などについては有効な方法は提案されておらず、何等かのブレイクスルーが望まれている状況である。

② Memory-Based Control

運動制御という分野では対象をモデル化しそのモデルにもとづく方式、モデルベース制御 (Model-Based Control) が従来の中心的方法であった。ところが、近年の急速な計算機科学の発達により大量のメモリを手軽に取り扱えるようになって来たために、システムの入出力関係をモデル化せずに、そのままメモリすることも可能となった。このようなメモリを利用する方法はモデルベース制御とまったく逆の考え方であり、メモリベース制御 (Memory-Based Control) と呼ばれるべきものである。ただし、データを効率的に構造化しなければメモリ容量が膨大になることや、アクセスタイムが長くなり実用化できないと予想される。したがって、メモリを基本として効率的に入出力可能な学習システムを構成する必要がある。このような Memory-Based Control の概念はすでに様々な形式で提案されている。Albus[1]は小脳と形態学的に類似のニューラルネットモデルを利用してロボットの位置と速度と入力トルクの間をメモリする方式CMAC (Cerebellar Model Arithmetic Computer)を提案している。これは基本的にトルクと位置、速度の関係をすべてテーブル化して記憶するわけであるが、膨大なデータを圧縮するためにハッシュ法を利用している点が特徴である。Albus の方式では位置と速度信号のみを対象としていたが、ロボットを剛体のリンク構造で近似する場合には、2階の非線形微分方程式で記述されるべきである。この点を修正して、位置、速度だけでなく加速度とトルクの間をハッシュ法でメモリする方法をMiller[2]が報告している。また、Atkeson[4]は同様の逆動力学問題を解くために、メモリベースの概念を利用して代表点だけをメモリし、その間の値は線形補完する方式を提案している。筆者らは[5, 7] 未知環境に置かれたロボットが力学的環境条件をメモリに蓄え、そのデータにもとづいて効率的な運動を自律的に形成する方式を報告している。その制御方法では、データの圧縮方式としてtree構造を利用している。

(2) メモリベース制御の一例

① 力学的環境学習の概要

現在、実用化されているロボットの多くは、工場内での産業用ロボットのように、一定の環境下で決められた作業を、正確かつ短時間で行なうものである。そのため、ロボットとその運動環境を解析的にモデル化し、それにもとづいてロボットの制御を考えるという Model-Based Control が有効であった。しかし、運動環境が複雑になると、ロボットのアクチュエータから発生する力もしくはトルク (内力) が、あるロボットの状態量のときに外界の環境に作用して外力が生じる過程 (たとえば機械部品のはめ込み作業など) をモデル化することは難しくなる。そこで、このような問題を克服するために、非線形の入出力関係を計算機内のメモリに蓄える方式の1つを提案する。この制御方法では、まず未知の環境に置かれたロボットにテストモーションを実行させる。その際、ロボットの運動を決める状態量と共に、ロボットが外界に作用する物理量をメモリしておく。これを繰り返す行なうことにより、運動環境を表現するデータができる。そこで、このデータを利用して目的に応じた運動パターンを構成させるというものである。ロボットの制御において、こ

のような Memory-Based Control を行えば、ロボット自身が環境を学習し、自ら運動パターンを構成する自律的な制御が実現できる。

② 環境の認識

ある環境の中で、ロボットが最適な運動パターンを形成するには、まず、その運動環境を認識しなければならない。そこで次のような運動環境マップを利用する。

【運動環境マップ】

ロボットの状態量 Z の空間内において、内力 U と外力 τ との関係が関数 $\tau = N(Z, U)$ によって表現されるとき、この関数 N を与えるメモリの内容を運動環境マップと定義する。たとえば、1 入力、2 状態量の場合、メモリマップの空間は 3 次元となり、運動環境マップは図 4.12 のように構成される。図中の球の大きさは外力を表すとする。状態量としては、ロボットの関節変位、速度、加速度等を場合に応じて設定するものとする。ただし、実際にはロボットの運動精度やコンピュータのメモリ容量等による制限があり、この 3 次元空間は適当な大きさ d によって離散化される。また、テストモーションによって、このメモリマップに外力の値を蓄える。

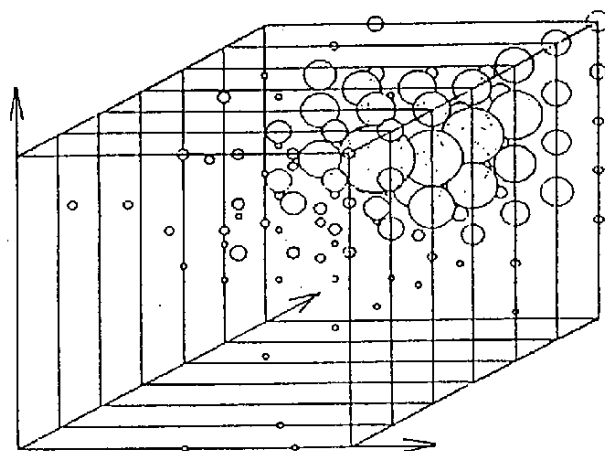


図 4.12: 3 変数メモリマップ

③ tree 構造によるデータの圧縮と補間

ここではデータの圧縮法として tree 構造を導入する。例題として 2 変数と出力の関係が図 4.13 のように与えられたとしよう。2 変数は適当に離散化され、メモリの左上の値 v_1 が tree の頂点として蓄えられる (図 4.14)。次にメモリの 4 分の 1 のブロックの左上の値 v_2 が調べられ、与えられたスレッシュホールドよりも v_1 と v_2 の差が大きければ、子供のノードを作る (図 4.15)。同様に同じ大きさのブロックのメモリ値を調べ、同じ操作を実行する。さらに、4 分の 1 のブロックについて同じ操作を繰り返していく (図 4.16)。この tree は次第に成長して、スレッシュホールドで決まるある大きさに成長はとまる。このアルゴリズムによって形成されたマップの一例を図 4.17 に示す。また、異なるスレッシュホールド値によるマップを図 4.18 に示す。

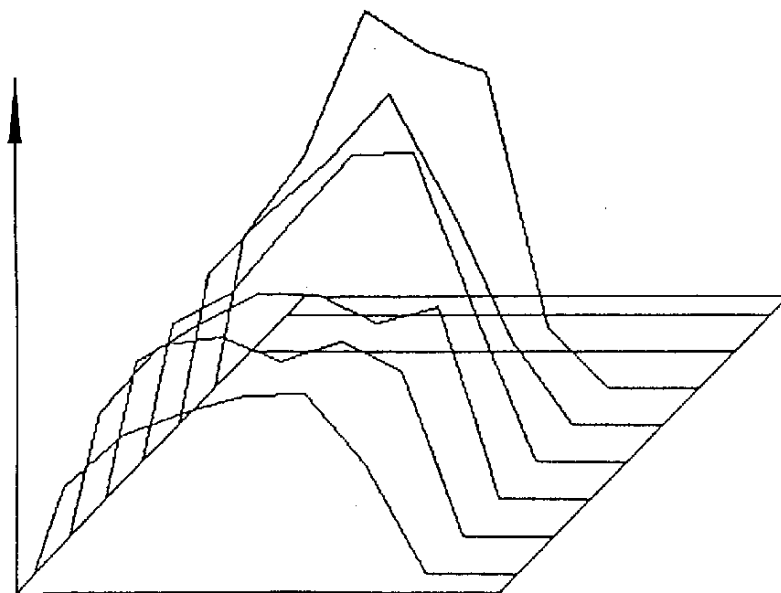


図4.13: 2変数メモリマップ
鉛直方向の大きさはメモリの値を示す。

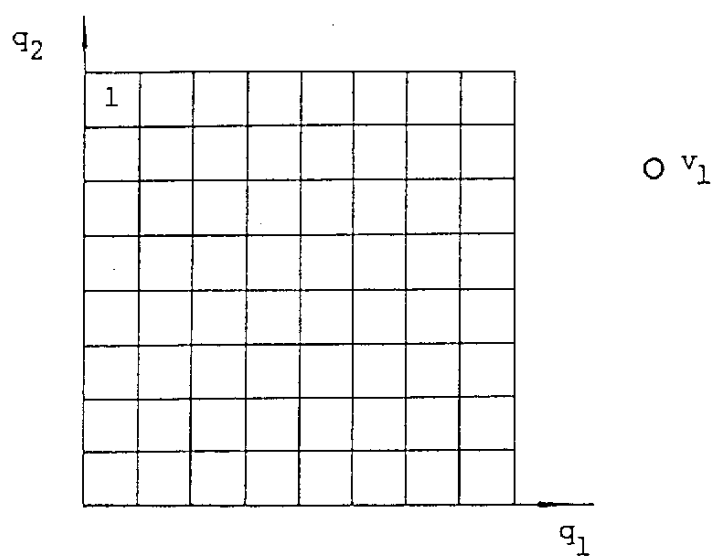


図4.14: Tree構造データ第1層の作り方

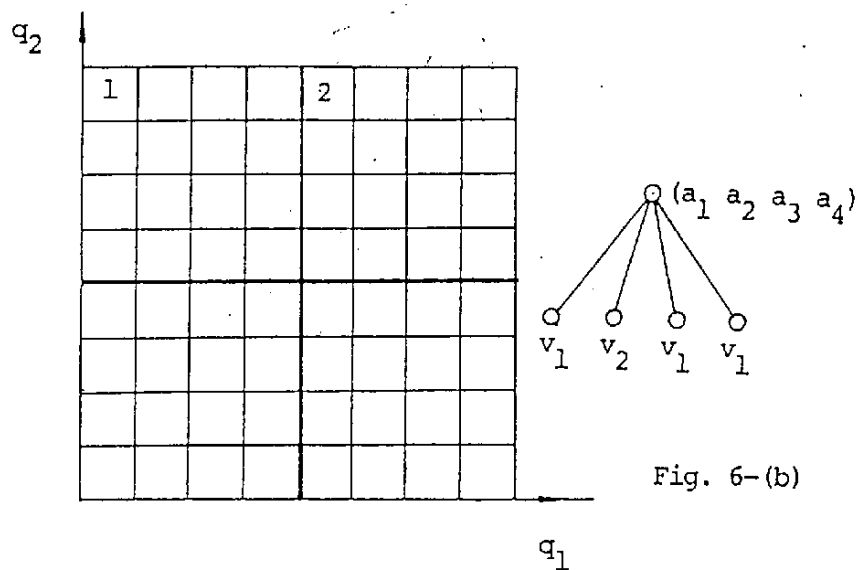


図4.15: Tree構造データ第2層の作り方

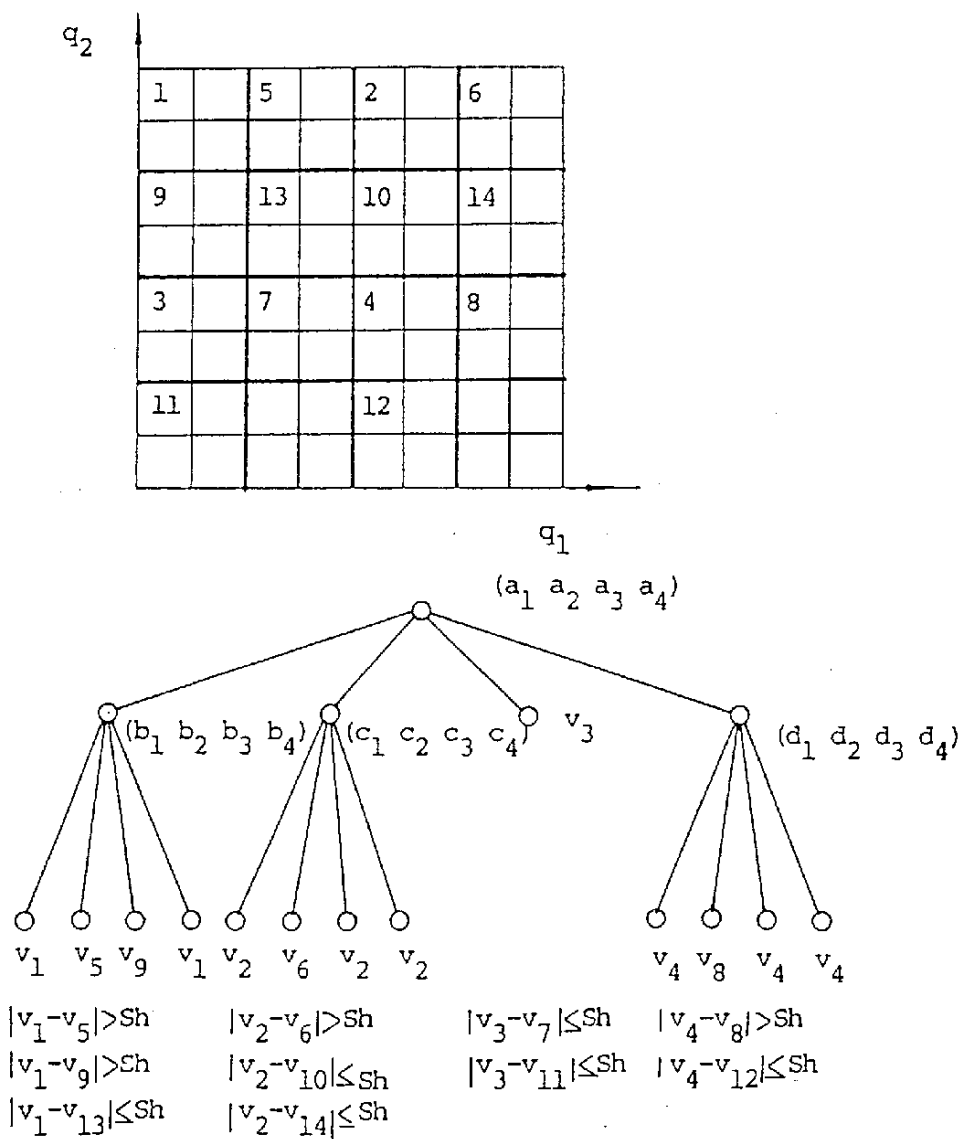
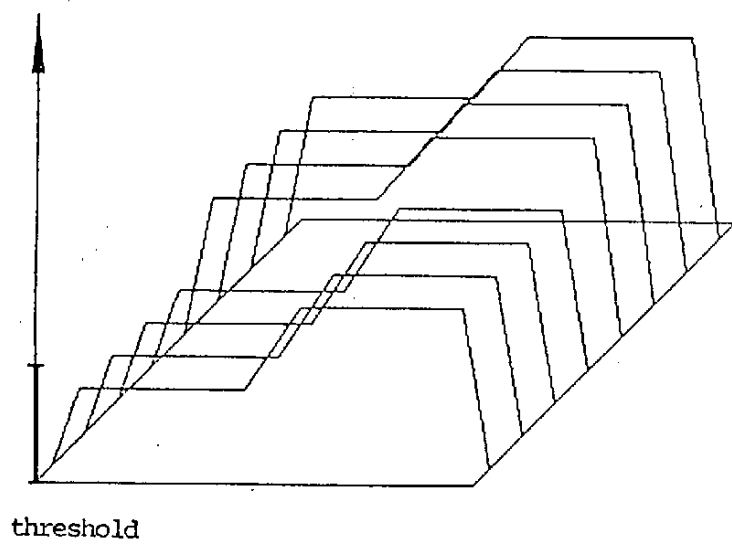
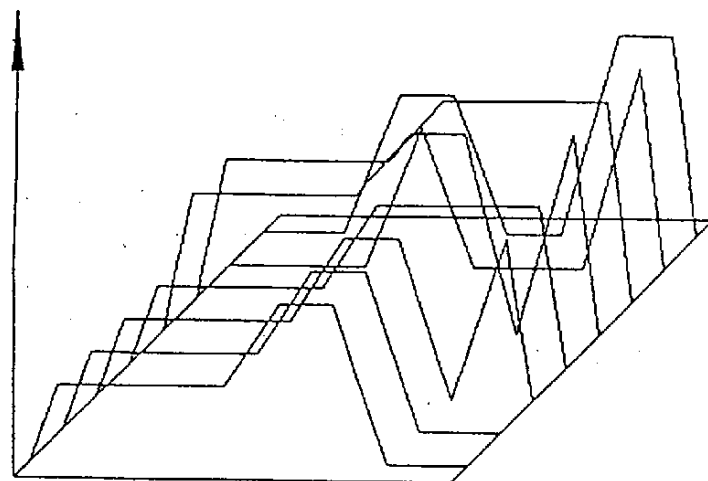


図4.16: Tree構造データの一例

(a) 2nd layer



(b) 3rd layer



(c) 4th layer

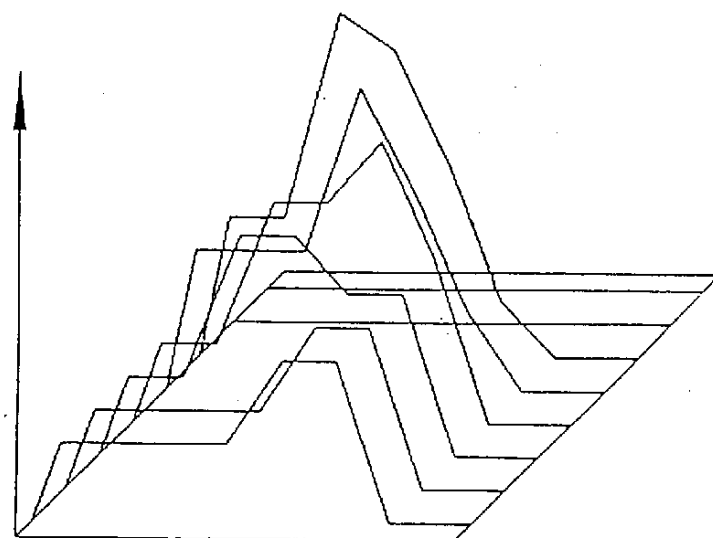
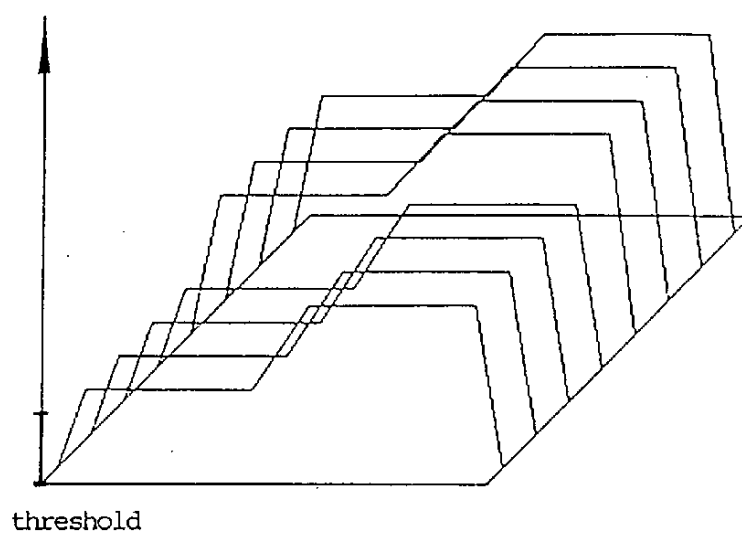
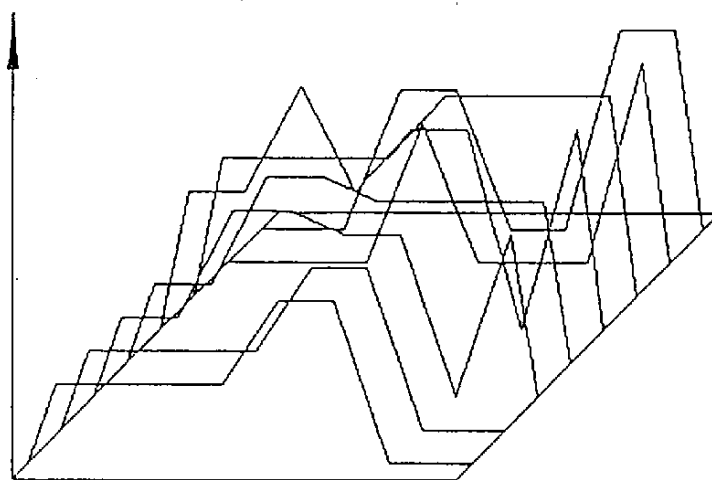


図4.17: Treeデータの実例 (図4.13を圧縮)

(a) 2nd layer



(b) 3rd layer



(c) 4th layer

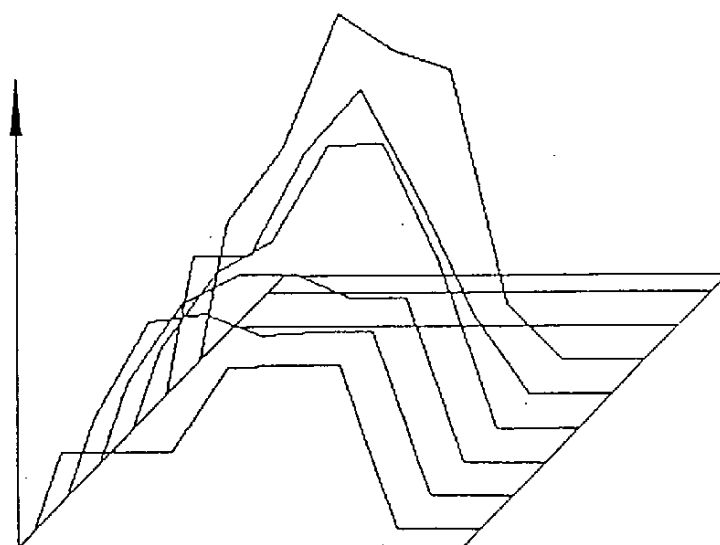


図4.18: Treeデータの実例 (図4.13を圧縮)

このtree構造によってデータの圧縮が可能であり、データのないメモリの値は回りのメモリ値によって与えられる。ただし、ここに述べた方式ではtree構造を構成するために実際の値とのずれを生じる可能性があることも指摘されている[7]。

④ 動作計画（モーションプラニング）

ここでは、運動環境マップを利用して、最適な運動パターンを決定する1つの方法について述べる。運動環境マップ上の点は、ロボットのある状態を表わすので、点から点への移動を繰り返すことは、ロボットの状態量を次々と変えることに相当する。すなわち、マップ上でのパス（径路）は、ロボットがある運動パターンを実行することに対応する。その運動パターンの中から、望ましい外力を生み出すものを選ぶことが、ロボットの動作計画（モーションプラニング）となる。このようなモーションプラニングについて、マップ全体を考慮した最適解を求めることは一般に困難であるので、ここでは以下に示す評価関数を用いて、マップ上の各ポイントでの局所最適解を求める方式を利用する。

【評価関数】

$$PI = Map + W \cdot \theta$$

ただし、Map：隣接点に移る時のマップ値（ $=\tau$ ）

θ ：現在の点から見た目標点への方向と
隣接点への方向とのなす角

W：重み

たとえば、2次元のマップの場合を考えると、パスを形成する際に、次の1ステップはこれらの中から、上記の評価関数を用いて最適な方向を選ぶ（図4.19参照）。

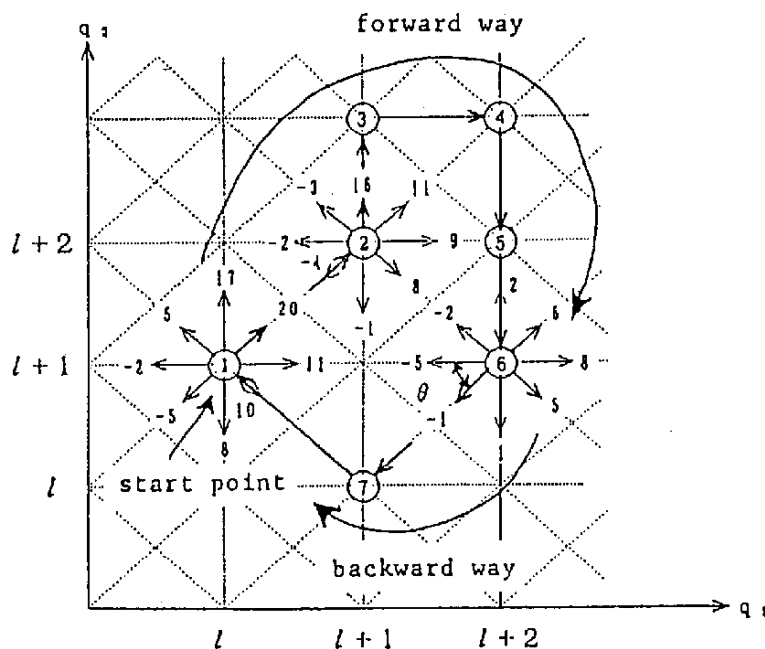


図4.19: モーションプラニング例

但し $n_f = 6$, $w = 5$

ただし、動的な問題については位置、速度、加速度は独立な変数ではなく、動的な拘束条件を満足しなければならない。これらの拘束条件はメモリ空間の最適解探索において探索の回数を減少させることができ、3次元のマップでは26方向より少ない探索のチェックでよい。具体的な1つの方法としては文献[5]に簡単な例が示されている。

⑤ 移動運動のためのパスプランニング

移動運動においては、移動体の内力をいかにして効率よく外力（ここでは移動推進力）に変換するかが問題である。一般にロボットの移動運動は、人間を含めた生物の移動運動のように、1つの運動パターンを繰り返すことによって構成されると考えられる。したがって、運動環境マップを利用して、ロボットの移動運動パターンを形成することは、マップ上で1つのループ状のパスを見つけることに対応する。すなわち、ある点から出発したパスは、再びその点に戻らなければならない。パスをループ状にするために、パスを往路と復路に分けて考える。以下に、移動運動パターンを決定するまでのパスプランニングの手順を示す。

- (a) ループパスのスタート点を設定する。
- (b) 往路は、重み $W = 0$ とする。すなわち近傍のうちでマップ値の最も大きな方向の点に移動する。これを n_1 ステップ行う。
- (c) 復路は、重み $W = 0$ とする。すなわち近傍のうちで評価関数 $P I$ の値の最も大きな方向の点に移動する。なお、評価関数における目標点はスタート点とする。このときに要するステップ数を n_2 ステップとする。

この手順において、往路ステップ数 n_1 と復路での評価関数の重み W を変化させると様々なパスが現れる。それらのパスの中から、移動運動に最適なパスを求めるが、そのとき、次のような性能評価を用いる。

【性能評価】

$$E = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n M_i$$

ただし、 n : ループパスの全ステップ数 ($= n_1 + n_2$)

M_i : i ステップにおけるマップ値

(3) おわりに

(2) で述べられた方式を用いた移動ロボットの実験結果なども既に報告されており、実用的有効性も示されている[5]。ただし、変数が非常に多い場合や動的システムの取り扱いなどについては、今後の研究に期待されるところが大きい。

ニューラルネット構造をロボットの運動制御に利用する試みは、特に外部環境が未知の接触を伴う作業に多く利用され始めている。ただし、それらの多くは既存のニューラルネットを利用したもので、学習後の各ノードの係数が物理的にどのような意味をもっているかが明らかでないために、従来提案されてきた制御法などとのリンケージがうまく行えない。このような問題を克服するために、メモリをベースとする新たなニューラルネット構

造を提案することも必要であろう。

[参考文献]

- [1] Albus, J. S. : Brains, Behavior, and Robotics, McGraw Hill 1981.
- [2] Miller, W. T., Glanz, F. H. and Kraft, L. G. : Application of a General Learning Algorithm to the Control of Robotic Manipulators" The International Journal of Robotics Research, Vol. 6, Number 2, Summer (1987).
- [3] Kohonen, T. : Content-Addressable Memories, Springer-Verlag, New York, 1980.
- [4] Atkenson, C. G. and Reinkensmeyer, D. J. : Using Associative Content-Addressable Memories To Control Robots, Proc. of the 1989 International Conference on Robotics and Automation, Scottsdale, Arizona, May (1989).
- [5] 川村貞夫, 中川昌紀, 新井浩幸, 西出 聡 : Memory-Based Controlによる移動ロボットの運動形成と学習, 第9回知能移動ロボットシンポジウム予稿集.
- [6] Kawamura, S. and Nakagawa, M. : Memory-Based Control for Recognition of Motion Environment and Planning of Effective Locomotion, Proc. of the IEEE International Workshop on Intelligent Robots and Systems' 90, Tsutsumi, Japan, 1990.
- [7] Kawamura, S., Noborio, H. and Nakagawa, M. : Hierarchical Data Structure in Memory-Based Control of Robots, Proc. of the IEEE International Workshop on Intelligent Motion Control, Istanbul, Turkey, 1990.

4.3 意識に関する研究

ヒトは外界から入ってくる情報を受動的にすべて取入れて処理しているわけではない。むしろ意識的に取捨選択し、必要な情報だけを処理していると考えることができる。では意識的の‘意識’とは何であろうか。意識の定義はなかなか難しく、その内容についての議論も興味深い。ここではその一側面である‘情報の能動的取捨選択’としての意識を取り上げてみよう。この意味での意識なしには、感覚器に入ってきた情報はあたかも真夏の雪のごとく瞬時に消えてしまう。したがって、意識とは脳のどのような活動なのかを明らかにすることは、脳の情報処理の仕組みを理解する上で必要不可欠と考えられる。

‘情報の能動的取捨選択’をもう少し平易に言えば、同時に入力された多くの情報の内のある情報に対する‘選択的注意’となろう。選択的注意は、いろいろな感覚について、同一感覚内あるいは他種感覚間で働く。以下に研究が最も進んでいる視覚における選択的注意 (selective visual attention) について研究の現状を紹介する。

4.3.1 神経生理学的研究

マカクザルを用いた視覚神経系の解剖学的・神経生理学的研究によって、図4.20に示すように視覚神経系は多くの処理野が並列・直列につながっている階層構造をもっていることが明らかになっている[1,2]。この構造のうち、並列経路では色、輪郭線の傾き、動き、両眼視差など種類の違う情報がそれぞれ専門に分析処理されていることが明らかになっている。このレベルの処理は、次の項で述べる無意識的・自動的処理にあたる。直列経路の機能的意味のうち重要なものに、必要な情報の統合という機能が考えられる。現にある部位では視覚の素情報の統合がなされることが示唆されている[3]。この統合は無意識的である。視覚における選択的注意も統合機能の一種と考えられる。この場合統合される情報は視覚信号 (bottom-up signal) と注意信号 (top-down signal) であり、意識的、逐次的処理である。

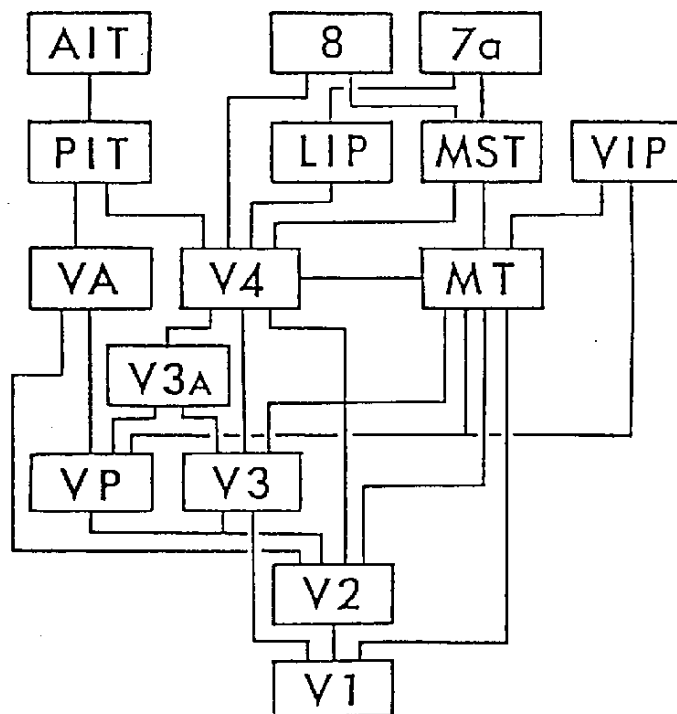


図4.20: マカクザル視覚神経系の階層構造

V1野（第1次視覚野）、V2野（第2次視覚野）は情報の分配センター。V4野を経てAIT野に至る経路では色や形といった物体の識別に必要な情報処理が、MT野、MST野を経て7a野に至る経路では空間認知に必要な情報処理がなされていると考えられる。

Van Essen[1]の図を修飾。

実際に神経細胞の反応としてとらえた視覚的注意の作用には次の2つがある。いずれも弁別課題を遂行中のマカクザルの視覚関連領野で観察されたものである。

1) 反応の増強

- ◇視空間内の特定の位置に注意を向けた時に後部頭頂葉の細胞の活動が増強を受けた[4]。
- ◇V 4 野の細胞の適刺激に対する反応がその刺激に注意を向けた時に増強された[5]。
- ◇色または線分の傾きの違いの弁別課題を行っている時、それらの特徴に選択性を示すV 4 野の細胞の活動は、課題が難しい（弁別すべき特徴の差が小さい）ほど大きくなった[6]（図4.21）。

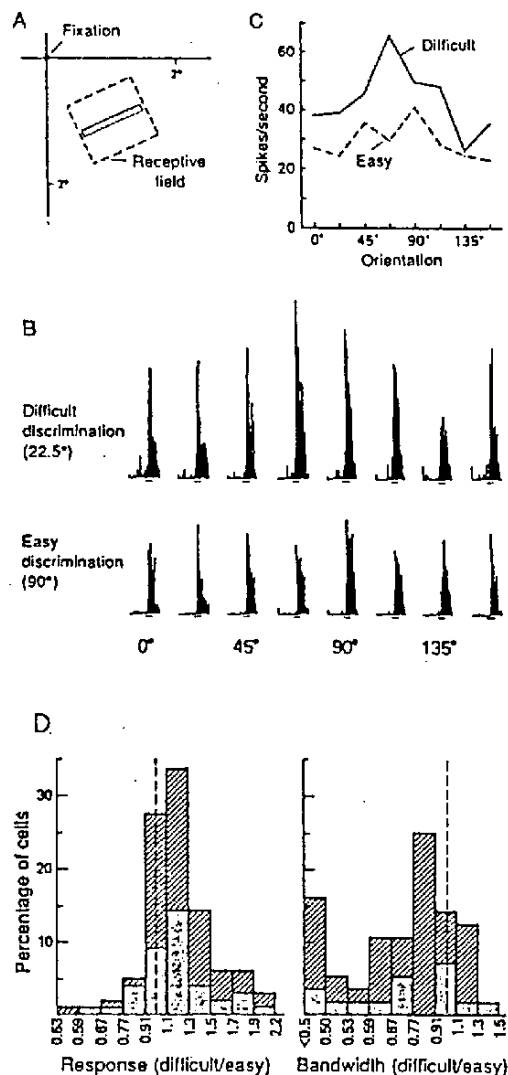


図4.21: 弁別課題の難易によって変わるマカクザルV 4 野細胞の反応選択性と反応の強さ

A - C : 難しい方位弁別 (22.5°) と易しい方位弁別 (90°) 課題遂行中の、いろいろな方位の線分に対する反応。

D : 方位弁別課題 (斜線) と色弁別課題 (ドット) 遂行時の細胞の反応の大きさ (左) および選択性の帯域巾 (右) の課題の難/易比。Spitzer ら[6] による。

2) 反応選択性の尖鋭化

◇文献[6]の行動中のV4野細胞の方位選択性や波長選択性が、課題が難しいほど尖鋭になった(図4.21)。

上記の現象は、‘注意’による情報の選択と解釈されているが、内省によれば選択された視覚対象については、その色、形、3次元構造などの情報がすべて統合された状態で意識される。この統合は脳内でどのようになされているのだろうか。Malsburg & Schneider [7]が提案したカクテルパーティ効果の神経機構のモデルからヒントを得て、この間に対する1つの説として同期的振動による情報の統合という考え方が提案され、麻酔下のネコを用いて振動現象の探索が行われ、次のような報告がなされている。

◇V1野の同一コラム内の細胞の反応にみられる振動の位相ロック[8]。

◇V1野の超コラムの細胞の反応間にみられる振動の位相ロック[8]。

◇反応選択性が関連しているV1野細胞とV2野細胞の反応間にみられる振動の位相ロック[8](図4.22)。

◇反応選択性が関連しているV1野の中のコラムの細胞間にみられる振動の位相ロック[9](図4.23)。

これらの振動の周波数は35~85Hzである。これらの振動が情報の統合のための信号として使われているという考えに関しては、疑問視するむきもある。

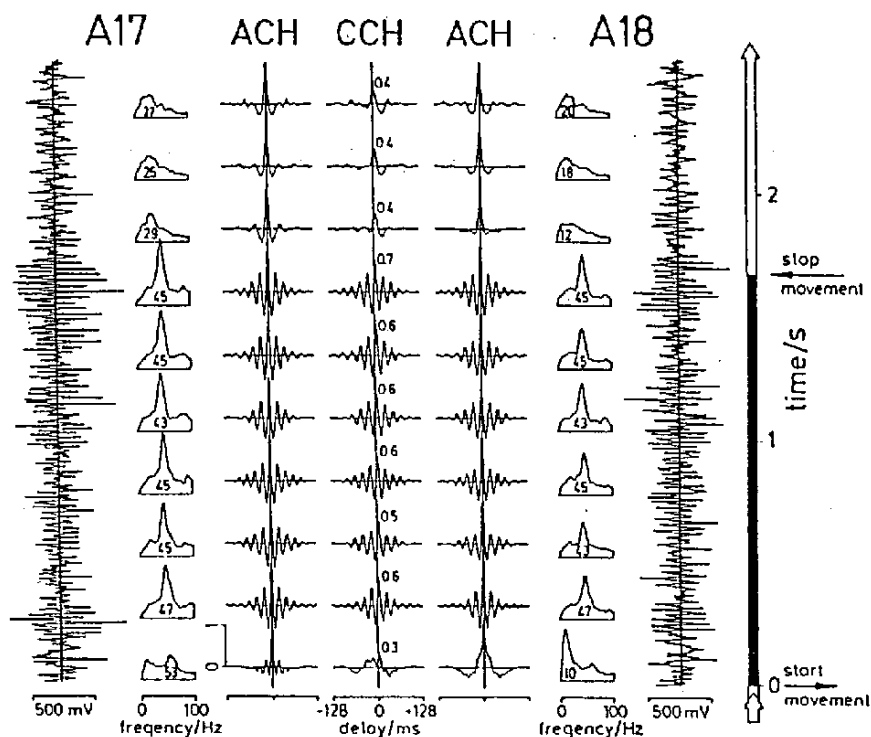


図4.22: 視野の局所に運動刺激を与えたときにネコの17野、18野の対応する部位で記録されたフィールド電位に見られる位相ロック振動現象

図の左半分は17野の電位の実波形とその分析。右半分は18野の電位の実波形とその分析。ACH: 自己相関。中央は両者の相互相関(CCH)。Eckhorn ら[8]による。

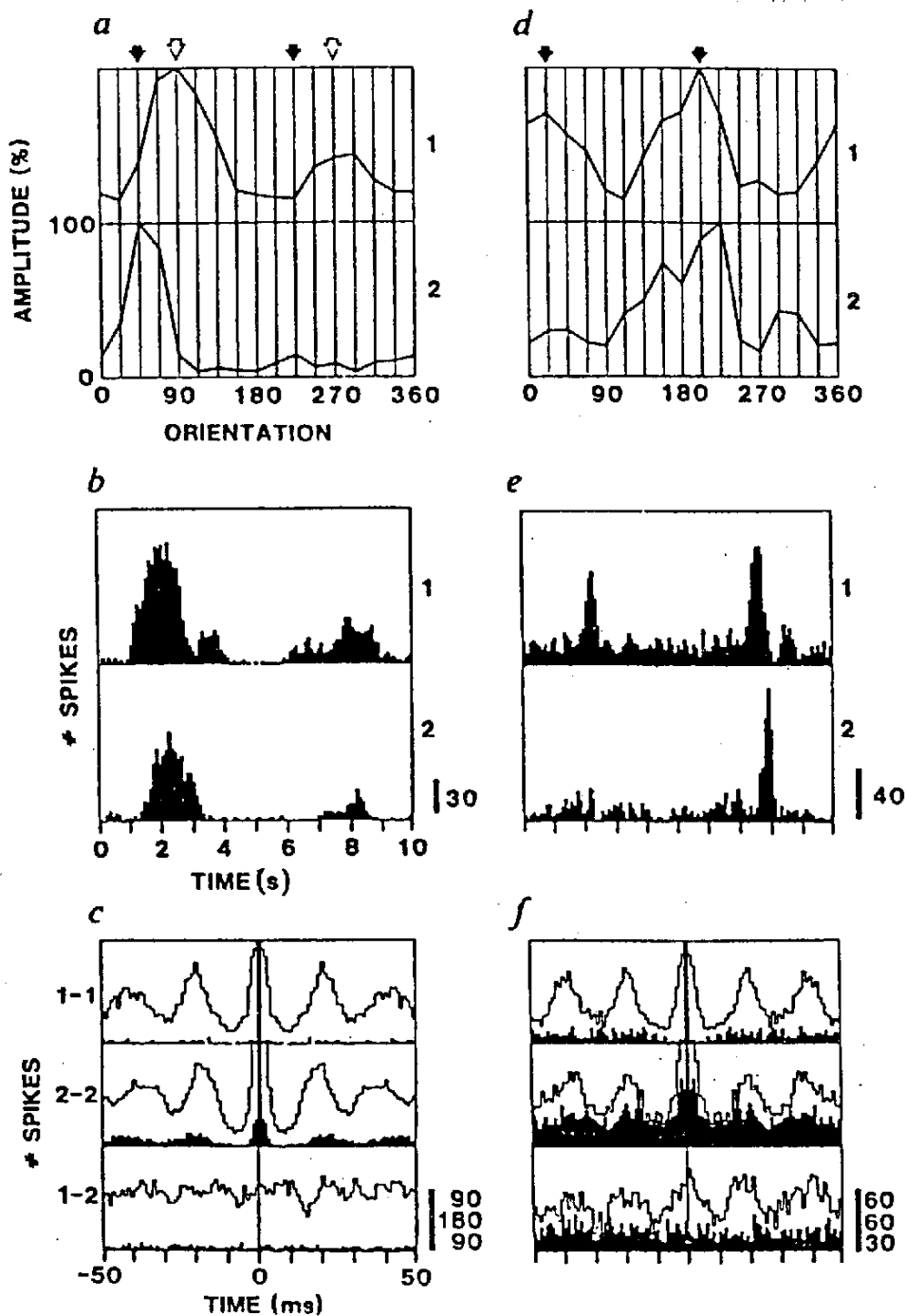


図4.23: ネコのV1野の方位選択性が一致しているコラムの細胞の反応間に見られた位相ロック振動現象

1、2 は2つの細胞を示す。図の左半分は方位選択性が 45° ずれている2つの細胞の反応と、その自己相関および相互相関。右半分は方位選択性が一致している2つの細胞の反応と、その自己相関および相互相関。右の対では相互相関に振動が見られるが、左の対にはそれが見られない。相関の白、黒のヒストグラムは線分の往復運動のそれぞれについての計算結果を示す。Gray ら[9]による。

4.3.2 認知心理学的研究

認知心理学的研究では、視覚の初期過程が前注意過程と注意過程に分けられている。たとえば図4.24 aでは短い線分の方位がある領域とその周囲では異なっているが、特に注意を払うことなく一見ただけで図と地を区別することができる。これは、線分の方位というパラメータが視野全体にわたって並列に同時処理され、その不連続部が自動的に検知されるためと考えられる。このような処理過程が前注意過程である。このような処理の対象になる素パラメータとはどんなものかについての研究はいろいろなされているが、特に Julesz [10, 11]や Treisman ら[12, 13]の研究が興味深い。Julesz は素パラメータを *texton*と名付けている。これに対して図4.24 bでは地と図の区別が自動的にはなされない。1つ1つのテクスチャ要素を順次に調べてゆくと、Rの地の中にRのミラーイメージの要素でできている図形がはめ込まれていることがわかる。これが注意を必要とする処理過程である。2種類のテクスチャ要素は2次の統計量まで等しいが*texton*ではない。

Treisman は認知時間を指標とする巧妙な実験で前注意過程と注意過程を分離し、図4.25のような視覚の初期過程のモデルを提案している。色、線分の方位、テクスチャ要素の大きさ、両眼視差といった視覚刺激のいろいろのパラメータが、まずそれぞれ独立に分析されて特徴モジュールに表示され、次に注意を当てられた場所についてそれらのパラメータが統合を受け、その情報が上位の認知ネットワークに送られるとするモデルである。

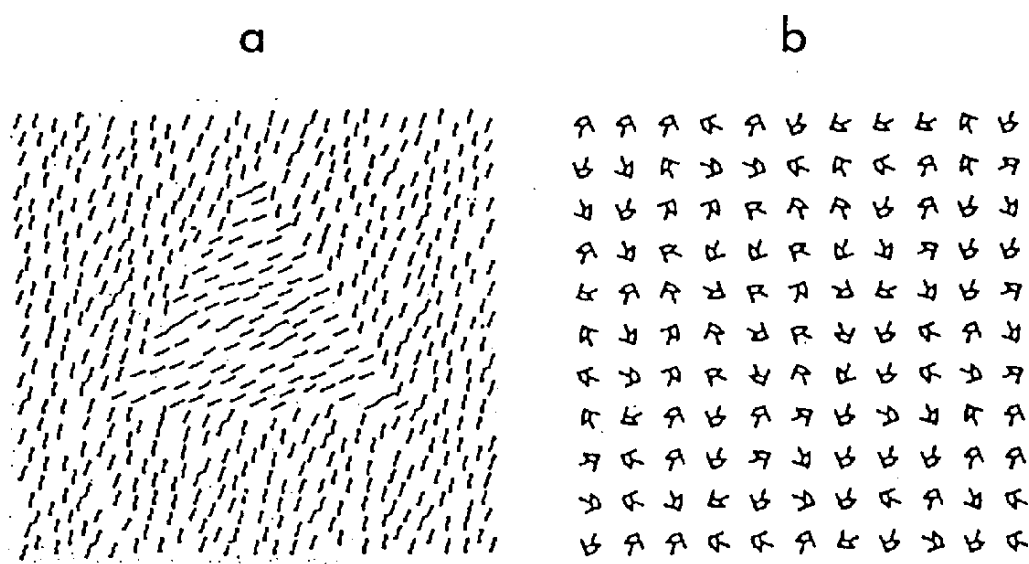


図4.24: 並列処理（前注意過程）で知覚される図と地（a）と、直列処理（注意過程）を必要とする図と地（b）

aは Marr の Vision (1982, Freeman & Company) による。

bは Julesz [11]による。

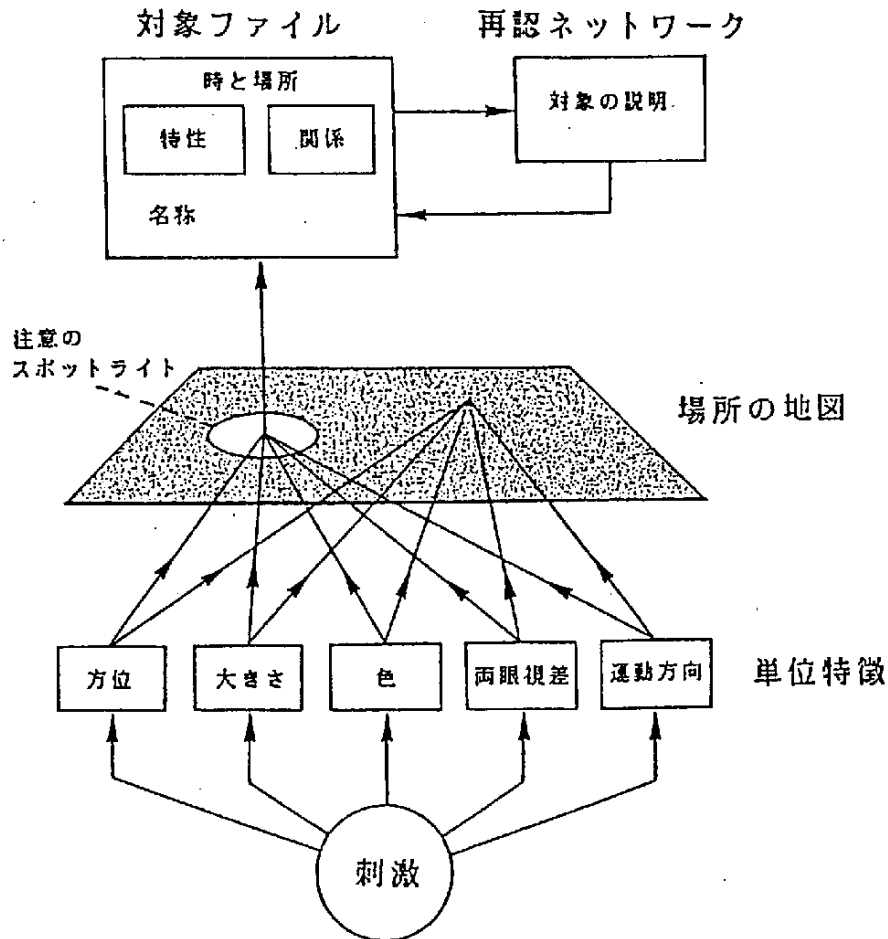


図4. 25: 心理物理実験に基づく視覚の初期過程のモデル
Treisman [12] に基づく。

4. 3. 3 意識のモデル

上記の神経生理学的、認知心理学的知見を基礎として、Koch & Ullman [14]とCrick & Koch [15] は視覚における意識のモデルを提案している。

Crick & Koch [15] は視覚における意識を次の4ステップ、すなわち

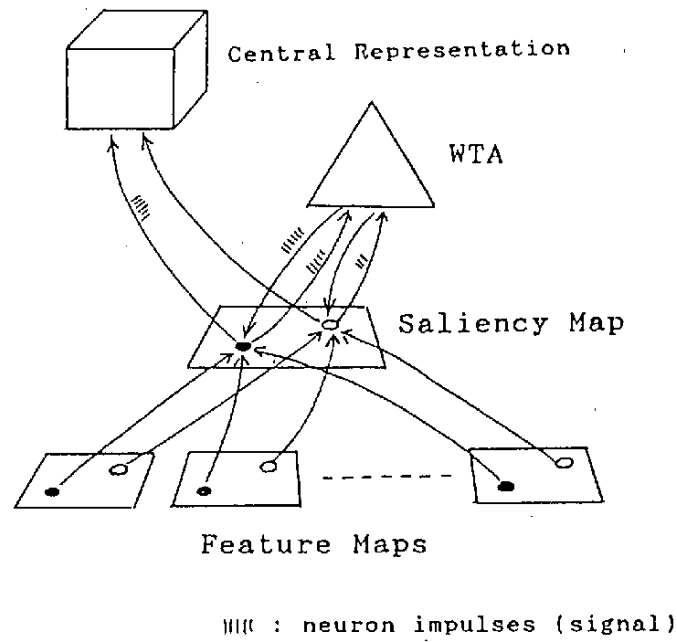
1. 注意信号による場所の選択
2. 発火の時間的相関を用いたいくつかのパラメータの統合
3. 発火の位相同期による認識対象物体の抽出
4. 物体情報の短期記憶の形成

に分けている。

このうち1の注意による場所の選択という過程のモデルは、Koch & Ullman [14]のモデルをそのまま踏襲したもので、図4. 26 a, bに示すようなものである。ここで Feature maps は Treisman の Feature module そのものに、また Saliency map は Location map に相当する(図4. 25参照)。Location map のどの場所がどのようにに選ばれるかが Treisman のモデルでは不明確であったが、Koch & Ullman のモデルではWTA(Winner Ta

ke All) network という機構を取り入れて具体化している。

a



b

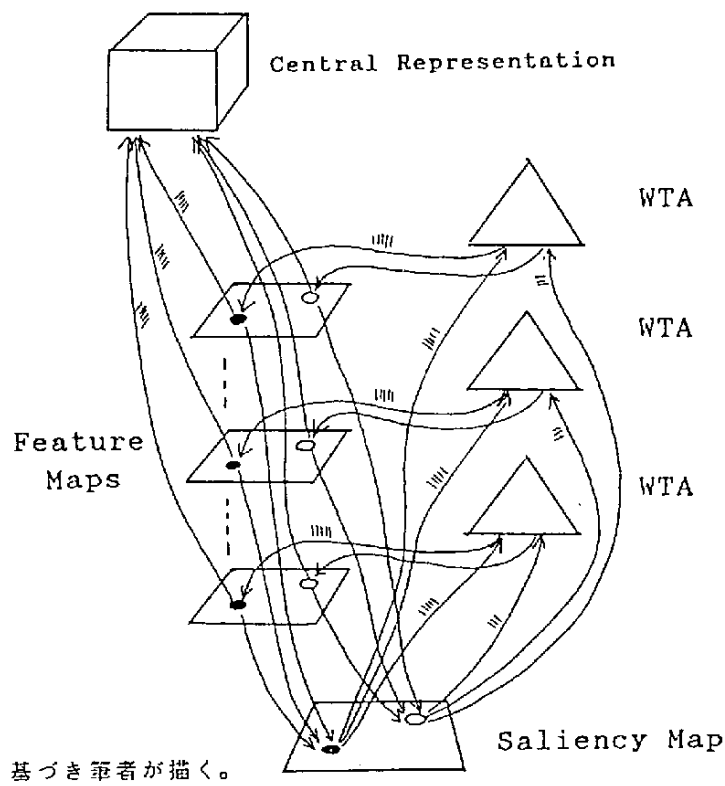


図4.26: 視覚的注意のモデル
Koch & Ullman [14] と Crick & Koch [15]に基づき筆者が描く。

WTA networkの考えは Feldman [16] に由来する。Koch & Ullman が考えたWTAは図4.27に示すような階層構造を持った最大値検出回路である。すなわち、 n 個の素子中最大の反応を示している素子を見いだすのに、 n 個の同時比較を行うのではなく、 m 個ずつのグループに分けてトーナメント式に比較を行っていく構造となっている。ここで bottom-up式に信号を受け取る主素子とペアーに補助素子を設け、それぞれの補助素子は主素子からの入力と一段上の階層にある対応する補助素子からの入力を同時に受けたときに活動するという特性を持たせる。このような構造により、初段の補助素子に最大反応の場所情報が得られる。図4.27は $m = 2$ の場合の模式図である。この方式のWTAでは $k = \log_m n$ のステップ数で最大反応の場所が選択できる。また、必要素子数は $\max N = 2nm / (m-1)$ である。

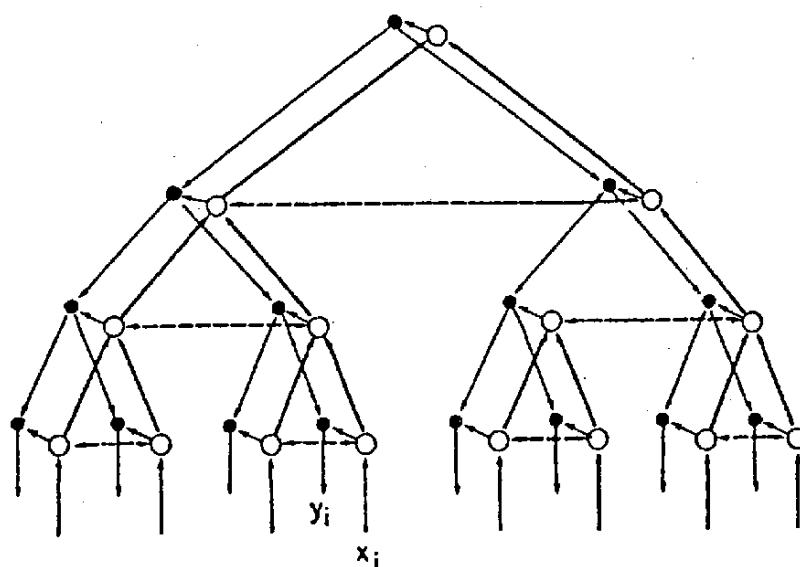


図4.27: WTA network の例

x_i : 入力、 y_i : 出力。○ : 主素子、● : 補助素子。

Koch & Ullman [14] による。

視神経線維（網膜よりの出力線維）を例にとれば、 $n = 10^6$ である。 $m = 10$ とすれば、 $N = 2.2 \times 10^6$ 、 $k = 12$ となる。実際の脳で注意による場所の選択が12ステップものシナプス連鎖でなされているとも考え難いが、Koch & Ullman は必要な素子数も妥当であるし、12ステップの処理に要する時間も Bergen & Julesz [17] が心理実験で測定した視覚的注意の場所移動に要する時間と対応するとしている。

図4.26 a, b のシステムと脳の多数の処理野との対応関係については、次のような想定がなされている。a、b いずれにおいても、Feature mapsは先に述べた神経生理学的、解剖学的知見に基づいてV1～V4、MT、MSTに対応付けられている。問題はSaliency map、WTAが脳のどこに対応するかである。Saliency mapについては、aのモデルでは脳のどこかV1～V4、MT、MSTなどより上位の領野に、bのモデルではLGNかV1に存在すると想定されている。WTAはCrick [18] が提唱した説をそのまま引用して、視床核（蓋外側膝状体核または前障）に存在するとしている。

さて、意識の4つのステップのうち2と3については、4.3.1 で紹介した振動の位相口

ック現象をそのメカニズムとして取り入れている。

以上紹介したように、脳の研究の世界的潮流は、すでに意識、注意という現象でさえそれを神経ネットワークの働きとして説明しようとする努力がなされる段階に入ってきているのである。わが国でも、このような未知に挑戦する研究を積極的に育て、支援していく必要がある。

[参考文献]

- [1] Van Essen, D. C. : Functional Organization of Primate Visual Cortex. in Cerebral Cortex, 3, ed. by Peters, A. and Jones, E. G., pp. 259-329, Plenum Press, New York & London (1985).
- [2] 斎藤 秀昭 : 視覚神経系の構造とその情報処理, 情報処理, Vol. 30, No. 2, pp. 114-128 (1989).
- [3] Saito, H. et al. : Integration of Direction Signals of Image Motion in the Superior Temporal Sulcus of the Macaque Monkey, J. Neurosci., Vol. 6, No. 1, pp. 145-157 (1986).
- [4] ワーツ, R. H. et al. : 視覚的注意の脳内機構, サイエンス, 1982年 8月, pp. 62-73 (1982).
- [5] Moran, J. and Desimone, R. : Selective Attention Gates Visual Processing in the Extrastriate Cortex, Science Vol. 229, pp. 782-784 (1985).
- [6] Spitzer, H. et al. : Increased Attention Enhances Both Behavioral and Neuronal Performance, Science, Vol. 240, pp. 338-340 (1988).
- [7] von der Malsburg, Ch. and Schneider, W. : A Neural Cocktail-Party Processor, Biol. Cybern. Vol. 54, pp. 29-40 (1986).
- [8] Eckhorn, R. et al. : Coherent Oscillations: A Mechanism of Feature Linking in the Visual Cortex?, Biol. Cybern., Vol. 60, pp. 121-130 (1988).
- [9] Gray, C. M. et al. : Oscillatory Responses in Cat Visual Cortex Exhibit Intercolumnar Synchronization Which Reflects Global Stimulus Properties, Nature, Vol. 338, pp. 334-336 (1989).
- [10] Julesz, B. : A Theory of Preattentive Texture Discrimination Based on First-order Statistics of Textons, Biol. Cybern., Vol. 41, pp. 131-138 (1981).
- [11] Julesz, B. : Preconscious and Conscious Processes in Vision. in Pattern Recognition Mechanisms, ed. by Chagas, C., Gattass, R. and Gross, C., pp. 333-359, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, (1985).
- [12] Treisman, A. : Features and Objects in Visual Processing, Scientific Amer., Vol. 255, No. 5, pp. 106-115 (1986).
- [13] Treisman, A. and Gormican, S. : Feature Analysis in Early Vision: Evidence From Search Asymmetries, Psychol. Rev., Vol. 95, No. 1, pp. 15-48 (1988).
- [14] Koch, C. and Ullman, S. : Shifts in Selective Visual Attention: Towards the

- Underlying Neural Circuitry, Human Neurobiol., Vol.4, pp.219-227 (1985).
- [15] Crick, F. and Koch, C.: Towards a Neurobiological Theory of Consciousness, Seminars in Neurosci., Vol.2, (1990) in press.
- [16] Feldman, J.A.: Dynamic Connections in Neural Networks, Biol. Cybern., Vol.46, pp.27-39 (1982).
- [17] Bergen, J.R. and Julesz, B.: Focal Attention in Rapid Pattern Discrimination, Nature, Vol.303, pp.696-698 (1983).
- [18] Crick, F.: Function of the Thalamic Reticular Complex: The Searchlight Hypothesis, Proc. Natl. Acad. Sci., Vol.81, pp.4586-4590 (1984).

4.4 関係的自己創成システムとその応用

生物の創造的柔軟性の原理とその応用

4.4.1 関係的自己創成システムとは

生物は広い意味の「自己」を持っている。生物の独得の性質として、自己と他者を区別する「自己の境界」を自分で決定する能力をあげることができる。この自己の境界（物理的な意味での境界ばかりでなく、機能的、意味的な様々な境界も含む）は、生物自身が決定するものであるが、つくられた境界が逆に生物の働きを規定する。我々自身による自己規定が我々を縛るのも、その一例である。

生物が「自分が設定した境界が、逆に自分の状態を決める」という性質を利用すれば、境界を決定する少数のパラメータをコントロールすることによって、その境界の内部の多数の自由度を間接的にコントロールすることができるのである。事実、生物の自律的な分散制御の根本的な原理は、環境の状態に応じて自己の境界を柔軟に決定し、それによって自分の働きを制御することなのである。さらに一般的な観点からとらえれば、自己の境界を設定することによって自己を創成することができる。これが生物の自己創成現象である。

だがこの自己創成システムとしての生物のシステム科学的な研究はまだ本格的に始まっていない。これまでの生物学の研究では、この「自己」のないシステムを研究してきたので、生物の機械的な面の理解は進んだが、その反面、最も生物的な性質である自己創成現象の理解が残されてきたのである。

4.4.2 関係論的自己創成システムの基礎

清水は自己創成システムとして生物システムを以下のように理解し、研究を進めている。

- 1) 生物を、自己を創成するシステムとしてとらえる。このことはハード的にもソフト的にも自分自身を発展的に作りだすシステムとしてとらえることになる。
- 2) システムの働きがシステム自身の働きによって自律的に決定されるのが自己創成である。この自己創成能力をシステムの性質として引き出すためには、「関係論的自律システム」であることが必要である。

3) 関係論的システムとは、関係子を要素とするシステムである。関係子の特徴は相互の間の関係が決まったときに、その性質（機能）が成立した関係に応じて創成される点である。関係が詳細に決まれば決まるほど、関係子の性質も詳細に創出される。関係論的システムは、従来のシステムのように、性質の決まった要素を相互に関係付ることによって構成されるシステムとは異なる。

4) 関係論的自律システムとは、関係子の間の関係を自律的につくることができるシステムである。関係子の間の関係を様々に変えれば、それに応じて関係子の性質が様々に変わるから、システムの性質も多様に変化をする。これをシステムの性質の多形性と呼ぶ。関係論的自律システムは生成的な多形システムである。

5) 生物的な制御のためには、創成される関係子の性質が、関係子相互の間ばかりでなく、関係子とシステム全体の性質との間でも矛盾していないことが必要である。この無矛盾性は、システムの境界を拘束条件として、関係子相互の関係がシステム全体にわたって自己組織されれば満たされる。自己組織された部分と全体の間にも相互矛盾のない関係を関係的秩序と呼ぶ（揺らぎとしての矛盾は許す必要がある）。

6) 自律的に設定した境界を拘束条件として、内部の関係子の間に関係的秩序を自己組織することができるシステムが自己創成システムである。このように自己の境界を拘束条件として、それに整合的な関係的秩序を自己組織するためには、関係子の間に局所的な関係生成条件が与えられている必要がある。これは一種の「論理」に相当するものであるが、話が細かくなるので省略する。

7) 自己創成システムが、環境の状態に合った自己制御をするように、自己の境界を決定する働きをするものとして場（場所）が必要になる。生物の自己創成には、境界の自己決定が必要になり、そのためには生物を包含する場の働きが必要になる。これから関係論的自己創成システムの研究では「場（場所）の論理」を科学的に使うことが必要になる。システムをその一員として包含した場の中で行われるグローバルな秩序の自己組織速度を最大にするようにシステムの境界が決定される。

8) 関係論的自己創成システムは、一般に多種の元型（境界をつくるルール）を持ち、それを選択的に適用することによって様々な境界を設定する。元型は、学習効果によって変化をする。つまり自己創成システムは、環境の状態を反映して万華鏡のように自己創成する多形性をもっている（これらの性質は、免疫反応、生物進化などに典型的に見られる）。

9) 自己創成システムの研究から、発生学や脳の基本的な働きが理解されると共に、意味論的情報、柔軟な創造的自律制御システムなどの次の世紀の重要な技術が生まれる。

10) 場の中で自己の状態をとらえることから、環境の中でのフィードフォワード制御が可能になる。これは今後重要になる予知的制御技術として注目されるものである。

註1. 参考書：

F. J. Varela: Principles of Biological Autonomy, North-Holland

ウンベルト・マトウラーナ、フランシスコ・ヴァレーラ：知恵の樹

（朝日出版、1987）

丸山圭三郎：欲動（弘文堂、1989）

井筒俊彦：コスモスとアンチコスモス（岩波書店、1989）

H. Shimizu & Y. Yamaguchi: How Animals Understand the Meaning of Indefinite Information from Environments?, Prog. Theor. Phys. Suppl. 99 (1989).

清水博：関係と場—自己創成システムの論理的構造, Holonics (ホロニック技術研究会誌) 第一巻, 第4号 (1991).

註2. 関係論 vs 実体論 (機械論)

存立的関係とは何か

機械論的システム：与えたルールで複雑な変化に対処 (未知の変化には不可能)

性質が規定された要素を組み合わせる。(例、アトムイズム)

継時的 (因果律的) 情報処理 (例、人工知能)

関係論的システム：ルールをつくりながら複雑な変化に柔軟に対処 (情報創成が可能、未知の変化に対応可能)。

要素 (関係子) の性質は無規定、関係によって性質が創成。

共時的情報処理、場所 (場) の必要性

参考：従来の自己組織現象の理論 (プリゴジン、ハーケン) は、要素の性質と拘束条件が固定されているので、実体論であり、生物関係論には使えない。

註3. 関係論的システムの自律制御

関係論的自律システムは、内部の要素 (関係子) の間の関係を自己組織する能力を持っているので、その境界を設定すれば関係子の間の関係が自律的に決まり、引いては関係子の性質が決まる。システムの境界を、環境の状態に合わせて自律的に変更することによって、システムの性質を適切に変化させることができる。

4.4.3 関係論的自己創成システムの例

1) 動物の体

動物の体は多くの細胞からできている。各細胞は皆同じ遺伝子を持っているが、その性質は体の中の位置によって異なる。1個の受精卵から体の複雑な形態が決まるのは、それが関係論的自己創成システムであるからである。細胞の性質が体全体の中の位置によって異なるのは、細胞の性質が細胞間の関係性によって決まるからである。受精卵から始まって体の形態が徐々に形成されていく過程で、細胞間の関係が次第にハッキリとしていく。それに伴って細胞の性質が次第に限定されていき、分化が進行する。体の (器官の) 形に相当するものが自己の境界である。体の中から1個の細胞を取り出して別の場所に移すと、新しい場所での関係によって決まる新しい性質を持つようになる。動物の体に傷をつけると、体の境界が変わり、細胞間の関係が変化する。その結果、切口の細胞の性質が変化をして (その性質の限定度が減る) 新しい分化が進行し、傷が自然に修復される。

2) 組織の中の人間の役割

組織の中での人間の役割は生得的なものではなく、組織の内部での人間の間関係によって決まる。1人の人が組織から離れると、新しい関係が生まれ、その役割を埋める別の人が出現する。組織の目的が、自己の境界に相当する。組織は、環境の状態にしたがって自分でその活動目的を新しく設定し続けるから自己創成システムである。

3) 脳の意味論的な情報処理

脳は意味的な情報をつくりだす自己創成システムである。ある要素的な情報の意味は、それが他の要素的な情報とどのような関係にあるかによって変わる。この関係が決まるまでは要素的な情報の意味は不定である。1つの全体的な意味をもつ要素的な情報の群れが自己の境界に相当する。

第 5 章

新情報処理技術で取り上げるべき

基礎研究課題

第5章 新情報処理技術で取り上げるべき 基礎研究課題

以上、第2～4章にわたって、1) 脳における超並列超分散処理、2) 学習、自己組織化、3) 統合的な情報処理という3つの主題に沿っての調査結果を報告した。本章では、その結果を基に、新情報処理技術に関連して推進すべき基礎的研究課題をまとめてみた。

5.1 脳における超並列超分散処理

我々の脳は神経繊維が密に結合したネットワークであり、そこでは、まさに超並列超分散的な情報処理が実現されているといわれている。第2章2.1節の表2.1に脳と典型的なコンピュータとのおおまかな比較を示したが、脳は、現在のコンピュータよりもはるかに動作速度の遅い素子を、しかしきわめて多数用いて、現在のコンピュータには困難な情報処理をこなしているということがわかる。したがって、そこには、より人間に近い柔軟な情報処理を追求するにあたっての大きなヒントがあると思われる。

(1) 超並列超分散処理のアーキテクチャ

並列処理の方式には、(1) 空間的に分布したデータに対して同一種の処理を同時に行う空間的パラレルリズム（いわゆるSIMDであり、データパラレルとも呼ばれている）、(2) 流れ作業的にデータの処理が次々に行われるパイプライン処理の時間的パラレルリズム、(3) 同一のデータに対して異なった処理を行う機能的パラレルリズムなどがあるが、我々の脳においても、これらの並列処理は活用されている。たとえば、網膜神経節細胞における光センサ情報の処理は、空間的パラレルリズムであるし、視覚情報処理系の階層的な構造は時間的パラレルリズムを実現しているし、同一の視覚入力に対して、色、形、動きなどの特徴抽出モジュールが並列に異なる処理を行う構造は、機能的パラレルリズムの例である。

また、聴覚系においても、たとえばヒゲコウモリの聴覚野では、標的からのエコー信号が並列分散的に処理され、標的の大きさと相対速度、標的までの距離などが、それぞれ別々の領域に投射されて表現されていることがわかっている。

一方、すべての処理が並列に行われているわけではない。たとえば、視野内に複数のアイテムを同時に提示し、その中に1つだけ他と性質の異なるものがあるかどうかを答えさせる実験では、色または動きだけで区別する場合には、アイテムの数によらず一瞬で答がでるが、色と動きの組み合わせで区別する場合には、アイテム数に比例する時間がかかることが知られている。

これらのモジュール間の並列分散的な分業がどのような意味で適切なものなのか、また、これらのモジュールの処理結果がどのように統合されているのかは未解明な大きな課題である。

これに関係する重要な課題として、中枢から末梢に向かう情報の利用という問題がある。たとえば聴覚におけるカクテルパーティ効果のように、ボトムアップな情報の流れだけでは実現することが困難な処理がある。このような処理では、トップダウン的な、中枢から末梢へと向かう情報の流れは、現在の外界の状況や認識対象についてのある種の無意識的

な仮説を形成し、外界から必要な情報を取り出すことを可能にしていると考えられる。こうした仮説を利用することによって、人間は不十分な情報の下でも情報処理を行なってゆける。その代わりに、仮説が誤っている場合には、思わぬ錯覚をするということも起こる。

したがって、認識系のモジュール化や、モジュールの動作の制御に関して、中枢から末梢に向かう遠心性の情報がどのように関与しているかを解明することは、超並列超分散処理を工学的に実現する上でも示唆するところが非常に大きいと思われる。逆に、新情報処理技術によって、多数のモジュールから成る回路網のシミュレーションが可能になり、そうしたネットワークの動作についての感覚が養われると認知科学や神経生理学へのフィードバックが期待される。

モジュール間の物理的な相互結合の方式についても、脳から示唆が得られる可能性がある。脳においては、処理ユニットは脳の表面厚さ約2ミリの灰白層にあり、脳の内部の白質は結線である。灰白質内部での相互結合は通常半径0.2 ~ 0.8mm程度の狭い範囲に限られ、長距離の結合は脳の内部の白質を経て行われている。こうしたことから、脳の情報処理は空間的にローカルなものが基本となっているが、それを階層的に積み重ねることによって、上位のモジュールでは広い範囲からの情報を処理するようになっている。また、脳内の部位間の相互結合には、密な投射と疎な投射とがあり、疎な投射の多くは、跳躍投射と呼ばれる、いくつかの部位をスキップした投射になっている。この跳躍投射が情報処理のスピードアップや事前の注意の形成など、直観的な情報処理に必要な機能にかかわっている可能性があるが、その真偽は今のところまったく明らかではない。

(2) 脳内の情報表現

脳内における情報がどのように表現されているかについては、以前より、個々の神経細胞がある程度のマクロな意味づけを持つという「おばあさん細胞仮説」と、個々の細胞にはマクロな意味はなく、多数の細胞の集まりの活動パターンがマクロな意味を持つという「分散表現仮説」とが対立しているが、依然として結論は出ていない。しかしながら、超並列超分散処理を実現するという立場からは、この情報表現の問題は最も重要なものの1つであり、脳の生理学的な研究と認知科学、人工知能などの研究との接点としても、その早期の解明が望まれる。

また、脳のさまざまな部位で、現在計測されている情報の表現がどのような意義を持つのか、また、それらの間の変換がどのようなメカニズムで行なわれているのかを解明することも重要な課題であろう。

そうした情報表現を利用する回路網全体の動作についても、現在のモデルでは、安定な平衡状態を中心とした動作が使われているが、今後、非平衡状態の利用や、不安定性の利用なども考えてゆくべきであろう。たとえば、カオス的な振る舞いをするネットワークの積極的な利用なども期待されている。

(3) 要素プロセッサとしての神経細胞

現在のニューロコンピューティングやコネクショニズムにおける神経回路網の研究では、神経細胞を非常に単純化したモデルが使われることが多い。この場合、モデル化されたネットワークの機能の限界が、要素である神経細胞モデルの限界によるものかどうかを常に

検討することが重要である。

たとえば、現在の神経細胞モデルでは、いわゆるシグモイド関数を入出力関数として用いているが、これだけに限ることなく、種々の非線形性を必要に応じてうまく取り込むことを考えるべきである。抑制信号の扱いについても、現在のように加法的な扱いではなく、乗法的な扱い(シャンティング)も必要であろう。また、時間的なダイナミクスも、時間的に変動する結合荷重の導入や、短期記憶を有するモデルなど、さまざまな拡張が考えられる。

また、神経細胞(ニューロン)の概念は、これまで長い間にわたって、活動電位(スパイク)の発生とその伝達、そして、1個のニューロンが1つの機能単位という観念と結び付けて考えられてきた。しかし、今ではこのような見方はすでに古典的なものであると言われている。ニューロンのもっとも基本的な機能である情報伝達はかならずしも活動電位による必要はなく、むしろ、かなり広範囲に活動電位に頼らない情報伝達、ノンスパイキング情報伝達、が行われていることが明かになってきたからである。

その違いは、閾値操作の有無ばかりではなく、ノンスパイキングニューロンによる情報伝達には、きめ細かな情報伝達が高速に可能であること、また、ノンスパイキングニューロンは多くの分枝を持ち、分枝上に出力シナプスと入力シナプスとが近接・混在していることから、周辺の他のニューロンと多数の局所回路を構成することができること、といった利点がある。また、最近では、軸索を持つスパイキングニューロンにおいても、その樹状突起部ではノンスパイキング的な情報伝達が行われ、局所的に多数の論理演算を行なっている可能性もあると言われている。したがって、今後、このような仕組みをモデルの中にどう取り込んでゆくか、また、それによってモデルの能力がどのように変わるのかといった考察が重要になろう。

(4) 時空間観測技術

神経回路網の並列情報処理の様態を把握するためには、脳の空間に配列された神経細胞の動作が時間とともに推移する状態、すなわち、神経細胞の時空間活動の観測が重要である。現在、神経活動の時空間的観測法としては、PET(Positron Emission Tomography)、SQUID(Superconducting Quantum Interference Devices)、光学的計測法などがある。特に、光学的計測法では電総研の松本らによって最近 128×128 の多点同時計測(空間分解能は、使用する光学系によるが、たとえば $8.1 \times 8.1 \mu\text{m}^2$ 、時間分解能は 0.58 msec)が可能になっており、そこから得られる知見が期待されているが、こうした装置が基礎研究の場でも広く活用できるようになることが望まれる。

こうした観測技術が新情報処理技術のシステムに対して示唆を与えると同時に、新情報処理技術によって、複数の観測法によって得られたデータを統合して解釈することが可能になるといったような、双方向の貢献が生まれることも期待できる。

また、このような無侵襲の神経活動計測によるボトムアップな研究と行動研究や認知科学といった、脳の活動に関する仮説を作る、トップダウンな研究との間の交流を現在より一層拡大することが重要であろう。

この他に、人工基板の表面に神経回路網を形成させるという研究もある。たとえば、ニューロンの成長方向を微小直流電圧で制御する技術なども、ネットワークレベルでの神経情報処理メカニズムの解明に新しい道を開くものとして注目される。

5.2 学習・自己組織化

多数の処理要素を使いこなす超並列超分散システムでは、限られた単純な場合を除いては、要素システム間の関係をあらかじめ明確に記述し尽くすことはむずかしく、それに代わって、個々の要素が自律的に他と協調してゆく学習機能、自己組織機能が不可欠であると思われる。我々の脳においても、そうした機能が実現されていることはよく知られているが、そのメカニズムの詳細については、最近やっと明らかにされ始めた段階である。

脳における学習・自己組織化の研究は、1) 分子レベルのメカニズム、2) 回路網レベルの学習アルゴリズム、3) 認知・行動レベルでの学習研究、などのさまざまなレベルでの研究があるが、それぞれのレベルの研究が互いに連携を取りながら進められることが望まれる。

(1) 分子レベルのメカニズム

学習・自己組織化の分子レベルのメカニズムは、最近急速に解明されつつある。具体的には、シナプスの変化が生じる期間にNMDAレセプタの活性化によってLTP (Long Term Potentiation: シナプスの長期増強) が生じ、それが後に軸索終末の変化として安定化されるというプロセスが明らかにされつつある。このような詳細な分子レベルのプロセスを組み込んだシナプスや神経細胞のモデルについての研究も始まっているが、今後の発展が期待される場所である。

(2) 回路網レベルの学習アルゴリズム

現在、工学的には、例からの学習のアルゴリズムとして、誤差逆伝播学習法(Error Back Propagation Learning) に代表される「誤り訂正学習法」が採用されているが、これを実際の神経回路網で実現しようとする、回路の構造が複雑になる、教師信号を必要とする、などの問題点があり、生理学的な妥当性の低いことが指摘されている。

これに対して、脳では局所的な情報のみで学習が進められるヘップの学習則（あるシナプスの前後の神経細胞が同時に活動したときにそのシナプスの結合が強化される）や、その拡張である covariance rule（シナプスの前後の神経細胞の活動の相関に基づいて、シナプス結合が強化、消去の両方向に変化するという規則）が利用されている可能性が高いといわれている。しかし、ヘップの学習則の効率の悪さを補うために、先天的な情報や中枢からのトップダウンな信号がどのように利用されているかが興味深い。また、こうした学習・自己組織化過程を制御しているメカニズムについても、最近研究が進められており、たとえば、視覚系では眼球運動系、コリン作動性網様体賦活系、ノルアドレナリン作動系などがその可塑性の制御にかかわっているといわれているが、まだ未知な部分がきわめて多い。

脳の構造の形成において、遺伝的に組み込まれた部分と学習によって獲得される部分との分けも重要である。たとえば、シナプス結合の選択的安定化が学習によるものか、遺伝的にプログラムされたものかが、行動および分子レベルの研究手法によって明らかにされつつある。また、より長い時間スパンでの発達・機能分化の過程についても研究される必要があろう。こうした研究は、単純な機能からより複雑な機能を構築してゆくという技

術的な問題の解決にも役立つ可能性がある。

以上のような主に構造形成や機能形成にかかわる研究とともに、人間の記憶に関する研究もきわめて重要である。特に、海馬・下部側頭葉・扁桃核における情報処理とこれらの間の相互作用の研究は、長期記憶、短期記憶、情報表現、機能補償などの仕組みを明らかにする上で重要である。この中で、たとえば、海馬は、いろいろな感覚情報を統合し、長期的に記憶される記憶情報へと変換するために重要な働きをしているといわれており、すでに述べた光学的な方法による神経活動の同時多点計測技術の適用によって最近、急激に研究が進んでいるところである。

さらに、比較的局所的な自己組織化過程の研究に加えて、複雑なモジュール構造とその相互関係を自己組織的に形成する方法の研究もある。特に、言語や思考のような非常に高次な脳機能は、それだけで独立しているのではなく、知覚・運動・記憶・感情などの諸機能と密接に関連して機能している。また、認知科学的な立場からは特に興味深い人間の認知的な学習は、言語や思考のような高次機能がある程度解明されないと神経科学と結びついた形では解明できない。このような問題に取り組むためにも、このモジュールの自己組織化の研究は避けて通れないものであろう。

(3) 認知・行動レベルの学習

認知科学的なレベルから、知識表現や外界表現の基本的な単位にどのようなものがあり、それをどのように用いて知識が表現されているかを研究することも重要であろう。こうした人間の記憶の構造の解明は、柔らかな情報処理に対して大きな示唆を与える可能性がある。

5.3 統合的な情報処理

最後に、脳において、言語のような記号的情報の処理と感覚情報や運動情報のようなパターン的な情報の処理とがどのように統合されているかについても検討を行った。

(1) 認識系における統合的な処理

脳における統合的な情報処理について現在までにわかっていることはきわめて少ないが、まず、研究の対象として重要と思われるものの1つは、認識系における選択的な注意のメカニズムである。すなわち、意識的に必要な情報を取捨選択する機能である。対象認識の2つの処理段階として、無意識下のパラレルな処理と、意識下のシリアルな処理があり、注意のメカニズムは、それらをつなぐ1つの鍵となる過程であると考えられる。

また、学習においてどのような情報が必要かを学習する高次のシステムの必要があるが、そこでは、言語的な情報、知識と感覚情報との統合的な処理が重要な役割を果たしていると考えられている。

(2) 運動系における統合的な処理

主に随意運動のモデル化において、意識的な運動指令から実際の運動軌道を算出し、それに基づいた制御を行う過程を一貫して研究することにより、記号的な集約的な情報からパ

ターンが生成される過程の理解が生まれてくると期待されている。また、人間の動作を叙述的な動作と反射的な動作とに分け、前者を知識ベースで、後者をニューラルネットで制御し、両者の調整を行わせるという方式の研究もあるが、パターン処理と記号処理との統合の1つの方法として興味深い方向と言えよう。

(3) 認識系と運動系との相互作用および連合野の役割

最終的には、認識系と運動系の両方を含み、さらに、それらと前頭葉など連合野との相互作用を考慮した、統合的な情報処理の解明が望まれる。これによって、たとえば、認識系における情報の内部表現の必然性やトップダウン情報の由来などが明らかにされると期待される。

第 6 章

ま と め

第 6 章 ま と め

より人間に近い情報処理をめざすにあたって、人間による情報処理のメカニズムを含め、人間自身を知ることは本質的に重要である。情報ネットワーク社会とは、生命を基本とする生命型の社会であるべきであり、そこでは、従来の我々の機械的な世界観に代わり、生命あるいは、人間とは何か、ということのより深い理解に基づく価値観の確立が求められているのである。

新情報処理技術の特徴である学習的な情報処理、あるいは、パターン認識と記号処理との統合といった、従来の逐次的情報処理では困難な機能の実現を図るためには、人間を頂点とする生物の脳による情報処理の研究から得られる示唆を重視するべきであろう。

また、逆に、新しい情報処理技術を応用することにより、脳の機能や処理のメカニズムの解明に大きな前進がもたらされつつある。すなわち、計算機科学と脳科学を中心とする基礎的科学とにわたる学際的な研究が極めて重要である。

このため、基礎研究分科会においては、新情報処理技術の一環として、総合的な脳科学分野、すなわち、神経生理学、心理学、認知科学や、数理科学等の学際的な分野における基礎研究の中から、長期的な視野のもとに取り上げてゆくことが必要と考えられる、また、人間に近い革新的なコンピュータの開発に対して示唆を与え得るようなテーマを選び、体系化するとともに、その研究のフィージビリティ、予想される成果等を明らかにすることを目的とした調査を行った。

新情報処理技術に関連した研究課題として浮かび上がった主なものを、ここであらためて列記すると、

- 1) 感覚情報の並列分散的処理の過程での、中枢からのトップダウン的な情報の役割
 - 2) 並列分散処理モジュール間の情報の投射様式と機能との関係
 - 3) 神経回路によるパターンおよび記号情報の表現と処理方式
 - 4) 脳の並列分散情報処理様態の無侵襲計測システム
 - 5) 局所的な複数の非線形演算回路の構成素子という新ニューロン像に基づく神経回路網の機能
 - 6) LTP などシナプス結合の選択的安定化の機構
 - 7) 神経回路の人為的構成と制御技術
 - 8) 局所的学習則による機能形成での中枢性情報による制御の機構
 - 9) 記憶・情報表現に関する海馬・下部側頭葉・扁桃核の機能
 - 10) 複雑なモジュール構造の自己組織化、モジュール構造の進化と階層化
 - 11) 知識表現・外界表現の基本単位、外界情報取り込みの制約条件、縮退表現
 - 12) シンボル情報のイメージ化
 - 13) 認識系における選択的注意の機構
 - 14) 「学習に必要な情報」を学習する高次学習システム
 - 15) 運動計画から発現に到る系での記号情報とパターン情報の関係
 - 16) 認識系と運動系の相互作用と連合野の役割
 - 17) 無侵襲計測システムの行動実験への活用
- となる。

以上、新情報処理技術に関連した基礎研究課題を示した。今後、これらの課題のプロジェクト化に向けてのフィージビリティ・スタディを行うとともに、計算機科学分科会で討議されている新情報処理技術へ反映させる作業を行うことが必要である。

JIPDEC