

■S3 群 (脳・知能・人間)－脳と神経モデル

3 章 脳の情報表現とそのモデル

■概要■

【本章の構成】

■脳と神経モデル—3章

3-1 神経情報とその統計モデル

(執筆者：篠本 滋) [2009年3月 受領]

大脳皮質 1 ミリ平方には数万個の神経細胞 (neurons) が含まれている。外界の情報はこれら多数の神経細胞集団の活性で表現されている。脳内情報を理解するためには、多くの神経細胞の活動を同時に計測し、そのすべての計測情報から脳が表現する情報を解読することが望まれる。人の認知活動の研究においては、脳内神経細胞集団の活動を非侵襲的に計測する手法も開発されている。PET, fMRI などは脳内の血液の代謝を計測することを通して神経活動の変動を間接的に計測する。EEG, MEG などは電位や磁場を計測することで神経細胞集団の平均的電気活動をとらえようとする。電極を通してフィールドポテンシャルを測定し、計測点の近傍に入力する神経信号の平均を計測しようとする研究もある。このように、集団的な神経活性をとらえることで脳活動を理解する手法は近年大きく発展している。一方、神経生理学研究では、微小電極を脳内におくことで、より直接的に単一ないしは少数の神経細胞のスパイク時系列を傍受する方法が伝統的に用いられている。本節では単一細胞から生成される時系列から読み取ることのできる情報に焦点を当てて解説する。

3-1-1 神経発火信号コーディング：頻度とタイミング

20 世紀の初頭、エドガー・エイドリアン (Edgar Adrian) は、カエルの神経細胞が、アクションポテンシャル (Action Potential; スパイク (Spike), 発火 (Firing) とも呼ぶ) の発生頻度によって刺激強度を表現していることを発見した¹⁾。それ以降、神経細胞の発火頻度と動物の行動との相関 (Correlation) を調べることが機能的神経生理学研究の基本となっている。動物の行動を制御している脳内情報処理もすべて、神経細胞スパイク信号の伝達によって担われていると考えられており、神経信号を解読することが神経科学の目的であると言っても過言ではない。神経細胞の引き起こすアクションポテンシャルは 1 ミリ秒程度の短い時間幅をもったステロタイプインパルス活動であり、行動の時間スケールからみれば、スパイク発生は、点事象 (Point Events) とみなしてよいと考えられている。一つの神経細胞の発火信号時系列は点事象列として表現することができる (図 3・1)。

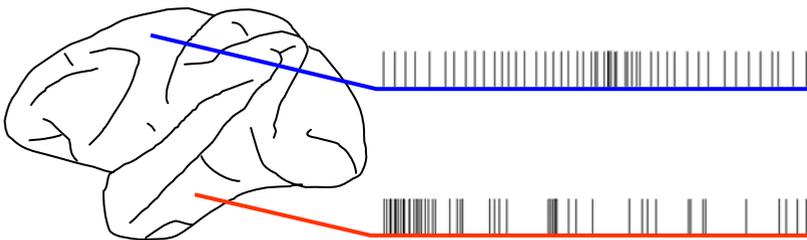


図 3・1 脳内神経細胞が発生するスパイク信号を計測する。

エイドリアンによって示された、単一細胞の発火頻度が情報を表現しているという考えは「頻度コーディング (Rate Coding)」の考えにそって、単一細胞の発火時系列から発火頻度を見積もる手法がこれまで提案されてきた。ここで頻度 (Rate, Frequency) とは単位時間あたりの事象生起数であり、ヘルツ [Hz], あるいはスパイク毎秒 [sp/s] で測られる。基本的には、計測されたスパイク数を計測時間で割ればよい。ただし行動イベントに応じてスパイク発生頻度そのものが時々刻々変動する場合には、各時刻での平均スパイク発生頻度を割り出す必要がある。スパイク頻度の時間変化をとらえる解析には、時間ヒストグラム法 (Peri-Stimulus Time Histogram : PSTH) や、カーネルフィルタリング法 (Kernel Filtering) などの方法があつてすでに古典となっている。しかしこれらの方法も、スパイク数をカウントするためには一定の時間幅が必要で、その時間幅が短すぎると統計揺らぎが大きくなり、一方で統計揺らぎを押さえるために時間幅を長くすると頻度の時間変化をとらえることができないという難しい問題を抱えている。点事象時系列の頻度推定の問題そのものは統計学の課題でもあり、長い歴史を有しており、これまでも統計的に深い議論がなされている²⁾。

活動中の動物の脳皮質神経細胞から計測されるスパイク列は、一見してかなり不規則である。これまでのスパイク統計性の研究では、スパイク間隔 (Interspike Interval : ISI) が指数関数的に分布すること、不規則性を示す変動係数 (Coefficient of Variation : Cv) が 1 近くをとることなどの知見から、*in vivo* 神経細胞は「ポアソン (ランダム) スパイク生成器 (Poisson Spike Generator)」であると考えられてきた³⁻⁵⁾。ところが、これら不規則性の解析は、発生頻度が一定であるという定常性を前提にしたものであり、現実の非定常データに適用することで誤った結論が導かれることがある。例えば、局所的に規則的でも頻度が揺らいだ結果、スパイク間隔は、定常時以上に広く分布し、よりポアソンに近いと判定される傾向がある。近年我々が提案した局所変動係数 (Local Variation : Lv) を用いてデータを解析すると、その係数が細胞に固有の値を示すことから、神経細胞の示す発火パターンは単純な一様ランダムポアソンではなく個性があることがわかってきた⁶⁻⁷⁾。

一つのスパイク時系列は、時々刻々変動する頻度のみならず、発火の規則性あるいは不規則性という情報も同時に相手に伝えることができる。以下に、この状況を解析するベイズ枠組みを論じよう。スパイク間隔 T がある分布関数 $p(T | \theta)$ から引き出されるプロセスを考える⁸⁾。スパイク間隔分布の関数形はパラメータ (parameters) θ によって規定される。例えばガンマ分布は分布の「平均」に加えて「形状パラメータ」という 2 自由度をもっており、「平均」は発火頻度を、「形状パラメータ」は不規則性を規定する。

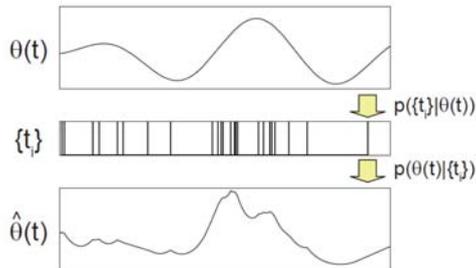


図 3.2 スパイク信号の発生プロセスとその解釈のプロセス

これらのパラメータ θ が、時間とともに変動すると考えるのである。この確率過程をモデル化することにより、時間とともに変動するパラメータの下で、スパイク列が生成される条件付き確率が計算できる。すなわち、スパイク時系列 $\{t_0, t_1, \dots, t_n\}$ あるいはスパイク間隔の列 $\{T_0, T_1, \dots, T_{n-1}\}$ は、時々刻々変動するパラメータ $\theta(t)$ で規定されるスパイク間隔分布 $p(T_i|\theta(t_i))$ から引き出されると考える、すなわち、

$$p(\{t_i\}|\theta(t)) = \prod_{i=0}^{n-1} p(T_i|\theta(t_i)). \quad (3 \cdot 1)$$

この条件付き確率をもとに、得られたデータをもとに、発生源のパラメータを推定することを考える。そのためにここで条件付き確率を逆転させる必要がある。この推定の様子を図にすると **図 3・2** のようになる。求めるべき条件付き確率は、ベイズの定理を用いて

$$p(\theta(t)|\{t_i\}) = \frac{p(\{t_i\}|\theta(t))p(\theta(t))}{p(\{t_i\})}. \quad (3 \cdot 2)$$

と表される。ベイズの定理に基づいた「逆確率 (inverse probability)」算定のためには、パラメータの事前確率 $p(\theta(t))$ が必要となる。ここで、事前確率として「頻度や規則性のパラメータは時間的に大きくは変動しない」という条件を取り入れることにする。その「そう大きくは変動しない」という度合い、あるいは「変動に対するペナルティ」の度合いはハイパーパラメータ (hyperparameters) γ として外から規定するとして事前確率を $p_\gamma(\theta(t))$ と記載する。

この事前分布のハイパーパラメータ γ をデータ $\{t_0, t_1, \dots, t_n\}$ に基づいて尤度最大化の基準で決めるその方法は「経験ベイズ法」と呼ばれる。この尤度は(3・2)式右辺の分母、

$$p_\gamma(\{t_i\}) = \int D\theta(t) p(\{t_i\}|\theta(t)) p_\gamma(\theta(t)) \quad (3 \cdot 3)$$

で与えられる。ここで $\int D\theta(t)$ は、パラメータ $\theta(t)$ のすべての時間変化可能性にわたる経路積分であり、「周辺化 (Marginalization)」と呼ばれるが、この周辺化を行った結果得られる周辺尤度を最大化する方針が経験ベイズ法である。この、可能な経路についての積分を行う作業は Expectation-Maximization method (EM 法) によって実行することが可能であり、パラメータがガウス分布しているという仮定の下ではカルマン・フィルタ (Kalman Filter) を用いることによってスパイクデータの個数に比例する程度の計算量で計算を遂行することが可能となる。その具体的なアルゴリズムは文献 8) に詳しく論じられている。

■参考文献

- 1) E. D. Adrian, "The Basis of Sensation: The Action of the Sense Organs," Christophers, London, 1928.
- 2) H. Shimazaki, and S. Shinomoto, "A method for selecting the bin size of a time histogram", *Neural Computation*, 19: 1503-1527, 2007.
- 3) D. R. Cox and P. A. W Lewis, "The Statistical Analysis of Series of Events," Wiley, New York, 1966.
- 4) P. Dayan and L. Abbott, "Theoretical neuroscience: computational and mathematical modeling of neural systems," Cambridge, MA: MIT Press, 2001.
- 5) M. N. Shadlen and W. T. Newsome, "The variable discharge of cortical neurons: implications for connectivity, computation, and information coding," *Journal of Neuroscience*, vol.18, no.10, pp.3870-3896, 1998.
- 6) S. Shinomoto, K. Shima and J. Tanji, "Differences in Spiking Patterns Among Cortical Neurons," *Neural Computation*, 15, 2823-2842, 2003.

- 7) S. Shinomoto, Y. Miyazaki, H. Tamura and I. Fujita, "Regional and laminar differences in in vivo firing patterns of primate cortical neurons," *Journal of Neurophysiology*, 94: 567-575, 2005.
- 8) T. Shimokawa and S. Shinomoto, "Estimating instantaneous irregularity of neuronal firing," *Neural Computation*, in press, 2009.

■脳と神経モデル-3章

3-2 ポピュレーションコーディング

※執筆中

■脳と神経モデル—3章

3-3 動的細胞集集体

(執筆者：藤井 宏) [2009年8月 受領]

3-3-1 脳の情報表現

この節で議論の対象とするのは脳内における情報の“表現”の問題である。とりわけ、“動的セル・アセンブリー”に焦点を置きつつ、歴史的概論とともに今後の展望について述べる。

ヒト（あるいは一つの動物）が外部からの、たとえば視覚刺激を受けているとき、その刺激は脳内においてどのように表現されているか？あるいは、ある作業課題遂行という心理学的状態は脳内においてどのように表現されているか？また、内部的な知識は、どのように表現されているのであろうか？この問いは歴史的に理論神経科学の中心的な問いの一つであり続け、同時に神経生理学的な実験者にとっても“発火率”とか、複数ニューロン間の時間的な発火タイミングの“相関”といった“神経スパイクの何を測定すればよいか？”という問いとして基本的な意味をもっている。

“情報表現”を議論するとき、歴史的な文脈から、神経細胞の活性として主細胞である錐体細胞のスパイク（活動電位）上に表現されているという暗黙の前提で議論されている。（本稿では、このような見方を“スパイク・パラダイム”と呼ぶ）。

近来、（単一細胞記録、あるいは多細胞のスパイク列の同時記録を含む）神経スパイク列の電気生理データといった旧来の方法とともに、皮質における局所的な場のポテンシャル（Local Field Potential : LFP）、EEG、MEGデータ、あるいはfMRI、光記録といった脳イメージングの実験技術の進展に伴い、脳内における集団的な動力学と、複数の領域をまたがった活性の過渡的な同期性などの知見が集積されている。このような知見は、脳内の認知的なイベントに伴う脳内動力学に対して、メソスコピック力学系としての観点の重要性を示唆している。脳内ダイナミクスに関する知見とともに、動力学的過程に対するイメージの進展は現在までに提示されてきた歴史的諸概念の有効性についての再検証をせまるものともいえよう。

3-3-2 歴史的序説：認識細胞 - お婆さん細胞仮説

動的セル・アセンブリーという概念は、カナダ、マギル大学の心理学者ドナルド・ヘブ（Donald Hebb）の提唱になる“セル・アセンブリー”（cell assembly）の概念に多くを負っている。また、ヘブのセル・アセンブリー理論¹⁰⁾は“論理的には”情報表現の古典的理論の一つである認識細胞仮説への批判とみなされる。したがって、ここではまず古典理論の紹介から始めよう。

情報表現における古典的パラダイムとは、“一つ一つの細胞の平均発火率が情報をコードする”という“平均発火率符号化”に基礎をおく考えである。この背景には、皮質ニューロンの特性について、スパイクの積分子 *spike integrator* として機能するという見解がある（これに対して、皮質ニューロンはスパイク入射の同時性の検知器 *coincidence detector* であるという見解との論争が背景にある。紙数の都合でこの話題については触れない）。更に付記すべきは、以上の論争はそれ自身、更に大きな枠組みとして、スパイク・パラダイムを暗黙裡に仮定している。すなわち、脳内における心理学的イベント、知覚、認知、意識などは、多数のニューロンの“スパイク”列の何らかの時間・空間構造の中に“表現”されているとする。

情報表現に関する古典的パラダイムのうち、バーロー (Barlow) に代表される考えは“一つひとつの細胞の平均発火率が情報を符号化する”といういわゆる認識細胞仮説 (*Gnostic Cell Hypothesis*) である。バーローの次の言葉は、この仮説の立場を表現している。

“The frequency of neural impulses codes subjective certainty: A high impulse frequency in a given neuron corresponds to a high degree of confidence that the cause of the percept is present in the external world.”
Single Cell Doctrine (H. B. Barlow³⁾)

認識細胞仮説はしばしば「お婆さん細胞仮説 (Grandmother Hypothesis)」と戯画化して述べられるが、その背景にある位置符号化概念には、神経生理学的データへの橋渡し概念として、次の性質が明示的あるいは暗黙に仮定されている。

外界の刺激 ⇔ 単一細胞の発火率

一つの細胞 ⇔ 一つの機能 (暗黙の仮定)

この枠組みを脳の高次領域に拡張して適用されるとき、それはお婆さん細胞仮説となる。

換言すれば、(1) 平均発火頻度仮定、(2) “1細胞=1機能”概念、(3) “最適刺激”概念、また、(4) 機能的連続性の仮定、及びその論理的延長として、ニューロンの機能的性質は空間的トポロジーを保存して並んでいるという機能地図概念が仮定されている。初期視覚野や体性感覚野といった初期感覚皮質においては、ある種の機能地図が存在することは疑い得ない。しかし、現在の知見から見ると、位置符号化概念や機能地図概念が高次の連合野を含めた皮質の表現における一般的組織原理かどうかについては議論がある。おそらく、これらは、方位選択性、受容野 (位置)、眼優性 (左右眼)、第一次視覚野の単純細胞など機能的に特殊化した細胞の存在を基礎とする外部刺激への初期感覚皮質の組織原理を述べたものであり、さらにボトムアップ処理の過程を記述しているものとみなされよう。

注：ここで、位置符号化といっても、単一の細胞が1個の概念を符号化するという意味ではなく、通常、位置符号化概念は“アンサンブル符号化”の考えによって補われる。実際、生理学的データには、数百ミリ秒から数秒という心理学的時間の間にも、発火率の変動・ゆらぎが常に存在する。平均発火率符号化の立場では、そのような時間的変動はノイズであって、情報コードとしての意味は認めない。脳は、多数の同じ仕事をする神経細胞の活性の集合平均 (細胞平均) をとることによってこの変動を消去しているとする。そして、実験者は多数の試行平均をとることによって、この状態を観測する。

“アンサンブル符号化”の概念には基本的に異なる二つの考えがある。上述した“細胞平均”は、多数の同じ仕事をする神経細胞の集合であり、統計的揺らぎ (ノイズ) や細胞の不時の消滅などの非ロバスト性の消去のためと考えられる。

ポピュレーション符号化における“アンサンブル”は、異なったチューニング特性をもつ神経細胞の集合であり、広域的にチューンされた細胞のチューニング特性を高めるために発火率を重みとする細胞平均をとると考えられる。

次項で紹介するマルスブルク¹²⁾ (Christoph von der Malsburg) によれば、脳の符号化原理として見た場合、認識細胞仮説の最も深刻な問題は“組合せ爆発”である。これは、認識すべき対象の多くの属性に応じた組合せの細胞が存在するという立場から、必然的に生じる困難

である。更に、新しい認知対象の発生や消滅に対応した脳の細胞の管理の問題など、この仮説は“それによって解決する問題より、もっと多くの重大問題を産み出す”。更に、情報統合の観点から見ると、認識細胞仮説からの論理的帰結は、最終的にすべての情報を、諸段階を経て複雑な情報を最終的に統合する法皇細胞の存在を必要とする。最近の神経生理学やアナトミーの知見からは、このような異なるモダリティの情報をすべて収束するような単一の脳の領野は存在しないとされている。

3-3-3 ヘブの細胞集成体（セル・アセンブリ）理論

1949年にカナダ、マギル大学の心理学者ヘブ（D. O. Hebb）はセル・アセンブリー（細胞集成体）理論（Cell Assembly Theory）を提案した^{10）}。

ヘブの理論は“細胞の発火率が変数であるが、情報は複数の細胞の組合せで符号化される”という空間的パターン符号化の古典的概念といえ、同時に上で述べた認識細胞仮説のもつ論理的、実験的困難への批判と解決として位置づけられる。次のヘブの言葉がこの立場を要約している。

“Activity within groups of neurons (cell assembly) in a coherent manner, mediated by anatomical, plastic connections, is the basis of the neural code”

D. O. Hebb, The Organization of Behavior -- A Neurophysiological Theory, 1949.

細胞集成体理論は、次の三つの原理に要約される。

細胞集成体	: 脳の基本フォーマット
平均発火率符号化	: アセンブリーの識別
ヘブ学習則	: アセンブリーの形成

すなわち、細胞集成体理論は脳の基本フォーマット（情報表現の基本単位）を定義する細胞集成体、その識別の指標としての高頻度の平均発火率、そして細胞集成体の形成理論としてのヘブ学習則からなる三身一体の理論である。この第3原理は、ミクロな可塑性シナプスの変化のメカニズムとそれによるマクロな細胞のグループの形成の原理を述べたものであり、現在においても（細部における機序を別にして）神経科学における基本的原理の一つとされている。

ヘブによれば、細胞集成体とは（数百ミリ秒から数秒という）心理学的時間の間、高頻度の発火を持続する準定常状態の細胞の集合である。細胞集成体は心理学的レベルでは、“心的シンボル（a symbol of mind）”を定義する。この考えは、細胞の発火率が変数であるが、情報は複数の細胞の組合せで符号化されるとする分散表現の元祖であり、その後の多くの神経回路網理論の理論的基礎と見なされている。

ヘブの細胞集成体仮説を、平均発火頻度仮定を共通点とする認識細胞仮説と比較するとき、後者において基本的原理として仮定されていた“最適刺激”概念、“1細胞＝1機能”概念、及び“機能的連続性”は、ヘブ理論ではもはや先験的要請ではなく、1細胞の多重機能的性が許容される。

(1) マルスブルクによる批判 — 相関符号化理論 (Correlation Theory)

マルスブルクによるヘブ理論への批判 (1981)¹²⁾ は、皮質の組織原理、符号化の問題の議論について動力的見地をもちこんだ最初の試みといえよう。実際、マックス・プランク研究所 (Max Planck Institute) の内部レポートとして有名なマルスブルクの論文はのちに、グレイとジンガー (C. Gray と W. Singer) などの実験家に、皮質のガンマ振動の発見へと至る研究へと大きな影響を与えたものであった⁹⁾。

マルスブルクによるヘブ理論への批判を要約すれば以下ようになる。

ヘブの細胞集団仮説は、認識細胞仮説とは別種の困難を内包する。その第一は、互いに内的に関連する二つの困難、“重ね合わせによる破綻 (superposition catastrophe)” と、“結び付け問題 (binding problem)” である。その第二は、発火率の意味での細胞集集体概念には、内部構造を表現する方法をもたないことから生じる困難である。すなわち、発火率の意味での細胞集集体では、知識の階層構造は脳内のハードウェアの階層構造として表現されるしかない。このため、関係知識などの柔軟な表現が脳内でどのように可能かが問題となる。

(2) 結び付け問題 (Binding Problem)

ダマジオ (A. Damasio)⁴⁾ も強調しているように、異なるモダリティや領野間の情報の統合は、脳のもつ普遍的な機能でなければならない。視覚情報の処理における特徴結び付け (feature binding) の問題とは、異なる視覚領野間の情報統合の問題である。例えば、異なる領野で処理されると考えられる視覚情報：方位、運動、色、テクスチャ、…などの視覚物体の断片的な属性がどのようにして統合した像として知覚されるのであろうか？ 仮に、視野に複数の物体が同時に提示されたとき、右に動く赤い丸と左に動く青い四角形は、その色、形、運動の方向という三つの属性の組合せは脳内でどのような仕組みで表現されるのか？ 高頻度の発火率を示すニューロン・グループは、三つの属性に対応する3領野でそれぞれ二つずつ存在するから、単に平均発火率のみに着目するとすれば、この組合せ情報が (例えば脳内の関連する領野にとって) 区別は不可能であるというのが、マルスブルク¹²⁾らの批判である。

3-3-4 動的セル・アセンブリー仮説へ

イスラエルのヴァーディア (Vaadia) ら¹³⁾ は、刺激 (タスク) に依存した平均発火率の変化が殆どない場合にも、Joint PSTH に見られる細胞間の発火の時間的關係性は、タスク依存的に短い時間スケールで変動することを報告し、これらのデータから、

1. 短い時間スケールでのタスク依存性の相関が符号化の機構であり、
2. 文脈・外部イベントに応じて、一時的に自己組織される機能的なニューロン・グループによって情報が表現される、

という見解を表明した。すなわち、高頻度発火ではなく、相関の有無によってニューロンのグルーピングがタスク依存的に形成されるとしたのである。

現実の脳内動力学の観察に基づくこのようなデータから、“細胞集集体”とはヘブ理論で指定されたような心理学的時間に高頻度発火を保つ準定常的な存在ではなく、タスクや刺激に応じて柔軟に組織され脳内の計算の段階に応じて再編成される“動的な”存在であるとい

う結論に自然に導かれる。その過渡的なメンバーシップの識別は、高頻度発火ではなく、関係する時間スケールでの相互の相関である。中程度の時間スケールでの発火率は、一つの動的細胞集成体への参加の指標である。かくして、情報表現のパラダイムの可能性としての動的セル・アセンブリー仮説が提起された。このような考えは、マルスブルクの提起したヘプ・アセンブリーへの異議申し立てに対する解決となると考えられ、いくつかのモデルが提案された。

(1) コインシデンス・ディテクター性と動的セル・アセンブリー仮説

マルスブルク¹²⁾、アベルス (Abeles) ら¹⁾²⁾、また藤井 (Fujii) ら⁶⁾ はニューロンの入力の同時性検知器性 (コインシデンス・ディテクター性) に基礎を置いて議論を行い、またモデルを組み立てた。

藤井らは、動的セル・アセンブリー仮説の神経生理学的基礎は、素過程レベルで皮質ニューロンは集団的な意味で入力の同時性の検知器 (Coincidence Detector) として機能することにより、その結果としてニューロン・ポピュレーションは、時空間パターンの検知器として機能し、それが結び付けの原理を与えると仮定した⁶⁾。

(2) 共発火鎖 (Synfire Chain)

アベルス (Abeles) ら¹⁾²⁾ は、共発火鎖 (Synfire Chain) のアイデアを主張している。入力の同時性の検知器性をもつ多くのニューロン集団が、鎖のように次々と発散的-収束的に結合しているとすると、同時的入力によって、発火の活性は波のように鎖を伝播する。ここで原理として想定した一次的な鎖は、実際の脳内では、空間的に散らばって存在するとすれば、同時発火をするニューロン集団が散らばって見えるという発火のパターンを示すことになる。共発火鎖は、ネットワークがほぼ等間隔に並んだ鎖という特別なワイアリング構造をもったときに生じる動的細胞集成体とみなせる。この考えは、ある意味で典型的なスパイク・パラダイムの見方によっているが、脳内での知覚、認知、注意、内的なイメージ、記憶の想起といった認知的側面との関連は不明である。

(3) 同期によるセル・アセンブリー、大域的領野間同期

マルスブルクの相関符号化理論は、ニューロン、あるいはニューロン集団間の発火の“同期性に基づく”セル・アセンブリーという“解釈”をも可能とする。実際、グレイとジンガー⁹⁾、及びエクホーン (Eckhorn)⁵⁾ は、皮質第一次視覚野において、ニューロン間の発火の同期が入力刺激の脳内表現のパインディングに用いられていることを示唆するデータを得た。この“発見”はマルスブルクの主張する相関符号化理論の実験的証拠として受け入れられたが、その意味するところについては現在も論争がある。

更に、タスクや内部イベントに伴って領野をまたがって過渡的に形成される“大域的なセル・アセンブリー”が実験的に観測され、注目されている (ヴァレラ他¹⁴⁾)。これらはガンマ帯、シータ帯、ベータ帯などの周波数による同期を伴っている。

これらの項目については、「3-4 振動、同期現象とそのダイナミック情報表現」、「3-5 ダイナミック情報表現とそのモデル」を参照されたい。

(4) 再考

スパイク“発火率”の変動がない場合でも、相関がイベント依存的に変化するというデータは、スパイク相関の変動として観察される動的なセル・アセンブリーの立ち上げこそが心理学的イベントに対応して生起している脳内事象であるということを示唆する。要約すると、脳（皮質）内における、心理学イベントの担い手（carrier）は、動的に再編成を行うアセンブリーである。神経細胞間の発火パターンの時間相関の変動はその事象の反映であり、外部観測者からはその脳内動力学的過程の指標と考えられる。

3-3-5 動的セル・アセンブリーは脳の理解への有効な方法論か？ — 脳の大域動力学へ

脳、とりわけ大脳皮質の6層構造の内部において、知覚、認知、注意、意識などの高次の機能がいかなる過程で如何に担われているのか？ という最も基本的な問いに答えが出ているわけではない。その意味で、理論的脳科学は未だ出発点に立てていないと言ってよい。

(1) 広義のダイナミカル・セル・アセンブリーという観点は有効

文脈、タスクに依存した異なるセル・アセンブリーへの動的なスイッチングという脳内ダイナミクスの描像、相関（発火の時間的關係性）によって結合されたセル・アセンブリー、あるいは実効的結合率（effective connectivity）といった諸概念は神経生理学の実験と理論的枠組みをつなぐ概念として依然有効であると言えよう。以下では次のような問いを提出し、今後の研究の参考に供したい。

現実の脳内におけるセル・アセンブリーとはなにか？ その機序はなにか？ すなわち、タスク依存的な細胞の一時的なバインディング（局所的組合せ）、COORDINATION（大域的な組合せ）を惹き起こす機序は何か？

(2) より動的な“動的セル・アセンブリー概念”を！

このような問いに答えるには、まず知覚や認知などに関する脳の動的現象にふれなければならない。その一つの例として、新皮質におけるケネット（Kenet）らの実験データをあげよう¹¹⁾。外界からの視覚刺激がない状態（ongoing states）（つまり、閉眼状態）で、皮質の“状態”は如何なるものであるか。麻酔下のネコのデータであるが、このとき皮質の第一次視覚野の細胞群は沈黙するわけでもなく、予め組込まれている“内部状態”，すなわち方位選択性のパターンを数百ミリ秒おきに自然に現れては推移しているというのである。また、心的イメージ、記憶の想起、レスト状態での脳内ダイナミクスではやはり、外界からの入力は全くないが、脳内では大域的な領野をまたがったシンクロニーによって相関する“動的セル・アセンブリー”が立ち上がり、またタスクの段階にともなって崩壊する（ヴェレラなど¹⁴⁾）。

このような動力学が示唆するのは、脳は本来的に動的であり、かつ動的セル・アセンブリー概念を超えた“より動的な”あるいは、“力学系的な”存在であることである。

その記述には、状態空間における動力学、状態遷移概念、“注意”を含むトップダウン過程、の理解が必要である。

実際の皮質の6層構造内には錐体細胞系以外に、非常に種々の介在細胞系、特に抑制性の細胞系が存在し、それらは各層においてシステマティックに配置されていることが知られている。それらの正確な役割についてはよくわかっていない。あるいは、脳内には修飾系：コ

リン系 (アセチルコリン) や、モノアミン系 (ドーパミン, ノルエピネフリン, …など) の神経修飾物質が存在し, 脳内の状態を“修飾”することはよく知られているが, その機能の本性は脳の状態遷移を動的に制御することである. 一つの認知やタスクの段階で一つの大域的な (おそらく, 同期された) 細胞グループの過渡的な形成と崩壊の過程は, 数学的な記述としては, 以下のように要約できるであろう.

皮質回路は局所的な準孤立系として複数の内部状態 (“アトラクタ痕跡”, あるいは “局所的擬アトラクタ” と位置づけられる) が, 階層構造をもって予め存在し, この複数の内部状態間を持続的に遷移している. 認知, 知覚の成立は, このような過渡的大域アトラクタのビルディング・ブロックとしての局所アトラクタ痕跡が, ガンマ, ベータなどの周波数対振動の同期機構によって過渡的にバインドされたときに生じる. この過程において, 皮質内へ投射されるとりわけアセチルコリンは, 内部状態としてのアトラクタ痕跡 (局所的な擬アトラクタ) のグループを過渡的な大域アトラクタへと遷移させる過程に重要な役割を果たしているようである⁷⁾⁸⁾.

■参考文献

- 1) M. Abeles, “Role of the cortical neuron: integrator or coincidence detector?,” *Israel J. Medical Sci.*, 18, pp. 83-92, 1982.
- 2) M. Abeles, “Corticonics: neural circuits of the cerebral cortex,” New York, Cambridge University Press, 1991.
- 3) H.B. Barlow, “Single units and sensatioperceptual psychology?,” *Perception* 1, pp. 371-394, 1972.
- 4) A. Damasio, “The Brain Binds Entities and Events by Multiregional Activation from Convergence Zones,” *Neural Computation* 1, pp. 123-132, 1989
- 5) R. Eckhorn, R. Bauer, W. Jordan, M. Brosch, W. Kruse, M. Munk, and H. J. Reitboeck, “Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex?,” *Biol Cybern* 60, pp. 121-130, 1988.
- 6) H. Fujii, H. Ito, K. Aihara, N. Ichinose and M. Tsukada, “Dynamical Cell Assembly Hypothesis - Theoretical Possibility of Spatiotemporal Coding in the Cortex,” *Neural Networks*, pp. 1303-1390, 1996.
- 7) H. Fujii, K. Aihara, I. Tsuda, “Corticopetal Acetylcholine: A Role in Attentional State Transitions and the Genesis of Quasi-Attractors During Perception,” R. Wang et al. (Eds:), *Advances in Cognitive Neurodynamics ICCN 2007*, pp. 249-253, Springer-Verlag, 2008.
- 8) H. Fujii, K. Aihara, I. Tsuda, “Top-down Mechanism of Perception: A Scenario on the Role for Layer 1 and 2/3 Projections,” to appear.
- 9) C. M. Gray, P. Konig, A. K. Engel and W. Singer, “Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties,” *Nature* 338, pp. 334-337, 1989.
- 10) D. O. Hebb, “The Organization of Behavior -- A Neurophysiological Theory,” 1949; New edition: Lawrence Erlbaum, 2002.
- 11) T. Kenet, D. Bibitchkov, M. Tsodyks, A. Grinvald and A. Arieli, “Spontaneously emerging cortical representations of visual attributes,” *Nature* 425, pp. 954-957, 2003.
- 12) C. von der Malsburg, “The Correlation Theory of Brain Function,” Internal Report 81-2, Max-Planck-Institute for Biophysical Chemistry, Goettingen, 1981.
- 13) E. Vaadia, I. Haalman, M. Abeles, H. Bergman, Y. Prut, H. Slovin and A. M. H. J. Aertsen, “Dynamics of neuronal interaction in monkey cortex in relation to behavioural events,” *Nature* 373, pp.5151-518, 1991.
- 14) F. Varela, J.-P. Lachaux, E. Rodriguez and J. Martinerie, “The Brainweb: Phase Synchronization and Large-scale Integration,” *Nature Review Neuroscience* 2, pp. 229-239, 2001.

■脳と神経モデル-3章

3-4 振動, 同期現象とそのダイナミック情報表現

※執筆中

■脳と神経モデル-3章

3-5 ダイナミック情報表現とそのモデル

※執筆中