

[脳情報科学が拓く AI と ICT]

⑤ 脳のネットワーク特性と 脳内情報処理



寺前順之介 | 大阪大学 大学院情報科学研究科 バイオ情報工学専攻

脳と人工知能

近年、Deep Learning の中心的存在として、機械学習や人工知能の分野に衝撃を与えた畳み込みニューラルネットワーク (Convolutional neural network) は、私たちの脳、より具体的には脳の大腦皮質初期視覚野と呼ばれる部位、の神経細胞の特性にヒントを得て考案された情報処理システムである。畳み込み層やプーリング層と呼ばれる畳み込みニューラルネットワーク特有の構造は、初期視覚野の神経細胞が示す特定の入力にのみ特に強く応答して活動する「選択性」や「受容野」と呼ばれる性質と、物体が視野内で位置を変えても安定して応答する「位置不変性」と呼ばれる性質を念頭に置いて設計された。さらに言えば、ニューロン素子という、入力に重みを付けて積算する非線形素子のネットワークによって、高度な情報処理の実現を目指すニューラルネットワーク自体が、私たちの脳の神経ネットワークを模して提案された脳の情報処理原理探求の産物である。

ところが、これら Deep Learning を含む最新のニューラルネットワークの基盤となっている脳の知見は、必ずしも、私たち人類が知る最新の脳の知見ではない。畳み込みニューラルネットワークは1980年代に提案され、2010年代に入って著しい性能向上と普及を見せたが、ちょうどこれらに挟まれる2000年前後頃から、生命としての脳の神経ネットワークを解き明かす神経科学の分野に急激な進展が起り、我々の脳に対する理解に大きな進展が

あったことがその理由である。

神経科学におけるこの急激な進展を主導したのは、生物としての実際の神経ネットワークを計測し操作する実験神経科学におけるいくつかの革命的な技術の出現である。神経細胞間の結合 (シナプス結合) がつくる複雑なネットワーク構造を微細かつ大規模に捉える技術や、神経細胞がやりとりする電気的なパルス信号 (スパイク発火) を大規模かつリアルタイムに捉え、さらにそれら进行操作する技術などが急速に進展し、計算機の著しい発展や、データ解析技術、情報理論や力学系、学習理論を含む理論神経科学の進展と相まって、脳内の神経ネットワークの構造や動作特性が、かつてない規模で明らかになり始めた。

興味深いのは、これら最新の脳の知見が、伝統的な人工ニューラルネットワークとは大きく異なるいくつかの特徴を明らかにしていることである。これら新たな知見に関する研究はまだ未完成であり、それらの特徴のうち、どれが脳の情報処理にとって本質的に不可欠なものであり、どれが副次的なものなのかなど、今も議論が続いている。しかしそれらのほぼすべてが、Deep Learning などの最新のニューラルネットワークにも取り入れられていない新しい脳の動作原理を強く示唆しているように見える。

著しい成功を収めている現在の人工ニューラルネットワークだが、現時点では解決すべき課題も山積みである。たとえば、学習に必要な計算量の多さ、データの少数性や多様性への対応、言語や動画を含む時間構造の学習、適切な情報の自発的な生成、記憶や論理の取り入れ方、自身の説明能力、新規環境



への速やかな適応などは、特に重要な未解明課題だろう。画像認識やゲームなど著しい成果を発揮している一部を除いては、Deep Learningを含む人工ニューラルネットワークをもってしても、我々の脳の情報処理能力には及ばない。

視覚野の神経ネットワーク研究が、現在の畳み込みネットワークの成功を生んだように、近年急速に解明が進みつつある最新の脳の知見を人工ニューラルネットワークの改良と開発に積極的に取り入れることは、これらの問題を解決し、高い柔軟性と高度な機能を持つ真に脳型の人工知能を生み出す重要なステップになるだろう。脳型の人工ニューラルネットワークの理論研究から、生物の脳の情報システムとしての動作原理が明らかになる可能性も高い。その研究成果は、ヒトの脳の持つ著しい特長の起源を明らかにすることで、神経疾患等の治療や予防に資することはもちろん、ヒトとは何か、生命の情報処理とは何かといった大問題への接近も可能にするに違いない。

以下では、この数年の技術革新がもたらした、脳のネットワーク構造と神経活動に関する最新の知見を紹介し、さらにその知見が開き始めた神経情報処理の理論の一端を紹介したい。具体的には、知覚、推定、判断、記憶、運動計画など、脳の高次機能と呼ばれる機能を担う「大脳皮質」の神経ネットワークについて、構造の強い不均一性、ゆらぎ、自発性といった要素を軸に、最新の研究成果を紹介する。

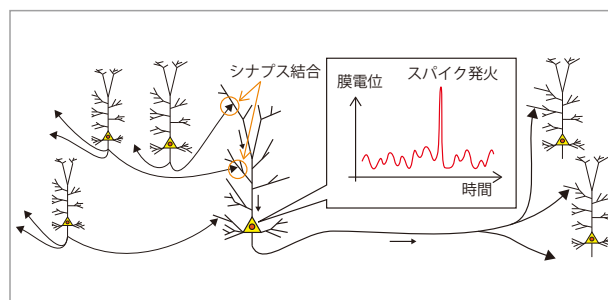
大脳皮質のネットワーク構造と不均一性

大脳皮質は百億を超える神経細胞がつくる巨大なネットワークである。各神経細胞はほかの数千の神経細胞とシナプスと呼ばれる部分で結合しスパイク発火と呼ばれる電気的なパルス信号をやりとりする(図-1)。各神経細胞は他の神経細胞からのスパイク発火をシナプス結合の強さに応じて重み付けし、

自身の膜電位へと積算する。積算した値が閾値を超えれば、その細胞自身がスパイク発火を出力する。この神経細胞の出力スパイク発火は、再びほかの数千の神経細胞に対する入力となり、それが閾値を超えれば、再び新たなスパイク発火が引き起こされる。このスパイク発火の連鎖が脳内の神経情報処理の実体である。

神経細胞間をスパイク発火が伝播するかどうかは、その神経細胞間のシナプス結合の強度に依存する。シナプス結合が強ければ、入力スパイク発火が大きな重みで膜電位に積算されるため、受け手側の神経細胞にスパイク発火を引き起こしやすい。一方で、シナプス結合が弱ければ、受け手側神経細胞の膜電位はわずかしき変化しないため、発火を引き起こされる可能性は低く、スパイク発火は伝播しない。つまり神経ネットワークにとっては、ネットワーク内のどこに、どんな強度のシナプスが配置され、それらがどのようなネットワーク構造を形成しているのが非常に重要である。その構造によってスパイク発火が神経ネットワーク上をどのように伝播され処理されるか決定され、それが脳の情報処理を決定付ける。

神経細胞間のシナプス結合は固定したものではない。強度や、結合の有無自体が、そこでのスパイク発火によって徐々に変化する(シナプス可塑性)。ネットワーク構造が神経伝播の仕方を決めると同時に、逆に神経伝播がネットワーク構造を決めるという双方向の依存性がある。この活動依存の可塑性が、

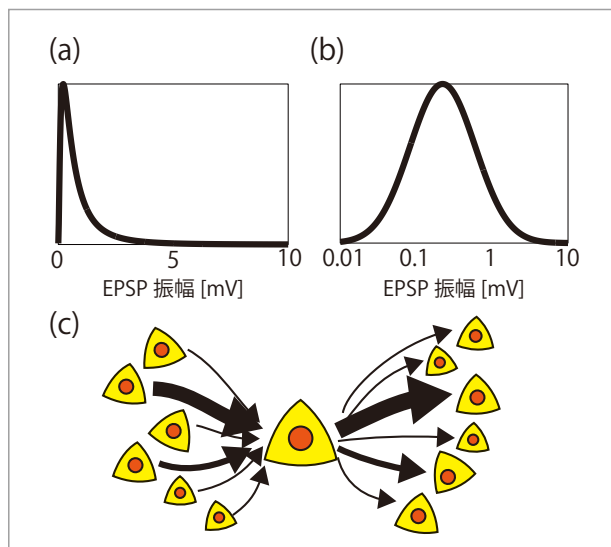


■ 図-1 神経細胞は互いにシナプス結合と呼ばれる部分で結合し、スパイク発火を送り合う大規模なネットワークを構成している。

我々の記憶や学習の実体であり、シナプス結合というネットワーク構造と、スパイク発火という信号の伝達が、相互に影響しあうことで脳内の情報処理が実現されている。

大脳皮質は、視覚、聴覚、感覚統合、運動計画など異なる機能を担当する領野と呼ばれる部分に分けられるが、興味深いことに、まったく異なる機能を担当している領野でも、そのネットワーク構造はほぼ共通である。これは大脳皮質が、機能の詳細に依らない、何らかの普遍的な情報処理原理を実装しているからだと考えられる。

近年、大脳皮質の神経細胞間でのシナプス結合強度が、2桁にわたる幅広い分布に従っており、さらにその分布が強い非対称性を持っていることが発見された¹⁾ (図-2)。シナプス結合強度は、スパイク発火が膜電位にどれだけ積算されるかで示されるため、電位の単位で測定される。Songらは、数千の神経細胞ペアに対するシナプス結合強度の計測に成功し、ほとんどの神経細胞間でのシナプス結合強度が0.1ミリボルト程度であるのに対し、きわめて少

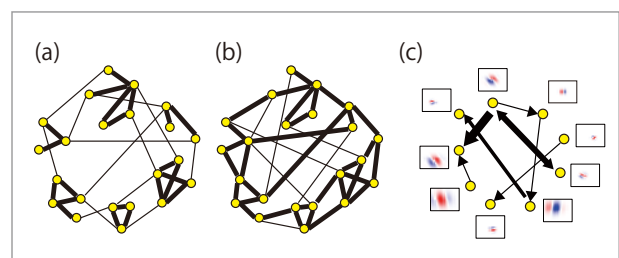


■図-2 シナプス結合強度の強い不均一性。(a) シナプス結合強度が従う対数正規分布の概念図。非対称性が高く、きわめて少数だが10mV程度まで有意に伸びる長い裾を持つ。(b) 同分布の片対数表示。2桁程度にわたる広い幅を持つ。(c) 各神経細胞は、多数の弱いシナプス結合と少数だが非常に強いシナプス結合によってほかの神経細胞と接続している。

数のシナプス結合が10ミリボルト程度にまで達する桁違いに大きいシナプス強度を持つことを発見した¹⁾。彼らは、シナプス結合強度分布全体がロングテール分布の1つである対数正規分布でよく記述できることも報告している。シナプス強度がロングテール分布に従うというこの結果は、大脳皮質では、多数の弱いシナプス結合と、少数だが無視できない量の非常に強いシナプス結合が共存しており、不均一性がきわめて高いネットワークになっていることを意味している。

少数だが非常に強いシナプスは、大脳皮質における主要な情報伝達経路と考えられる。では、これらの非常に強いシナプス結合は、ネットワーク中でどのように存在しているのだろうか。Songらは、この間に答えるため、シナプス結合の強度ごとに、3つ組の神経細胞がつくる小さなネットワーク(モチーフ)の出現頻度を計測し、少数の非常に強いシナプス結合がクラスタ構造を構成していることを発見した。

さらに我々は最新の研究によって、これらのクラスタがネットワーク中に独立に存在しているのではなく、クラスタ同士が互いに繋がり合って、より大きな構造を形成していることを明らかにした²⁾ (図-3)。我々が着目したのは、Cossellらによって得られた初期視覚野におけるシナプス強度と神経細胞の応答特性に関する実験データである。Cossellらは多数の神経細胞ペアについて、細胞の受容野とペア間のシナプス結合強度を同時に測定する実験を



■図-3 クラスタ性と大域的構造。(a) 強いシナプス結合がつくるクラスタが独立して存在している場合。(b) クラスタが互いに連結し大域的構造を構成している場合。(c) シナプス結合強度と受容野相関の関係を用いることで、クラスタ間の関係を含む大域構造の特性を評価できる。



成功させ、その結果、神経細胞間で受容野の相関が高ければ、その間のシナプス結合強度は強いという正の相関関係が見られることを発見した³⁾。

Cossell らの相関関係を利用すれば、受容野を仲介とすることで、Song のデータからは読み取れなかったクラスタ間の関係を含むネットワークの大域的構造を議論できる (図-3c)。我々は Song らの実験データと Cossell らの実験データを統合する新しいネットワークモデルを構築して、シナプス結合強度ごとのネットワーク特性を研究した。具体的には構築したネットワーク全体を、シナプス結合強度に応じた複数のサブネットワークに分割して、各サブネットワークのクラスタ性を特徴づけるクラスタ係数と、連結性を特徴づけるニューロン間の平均経路長を算出した。

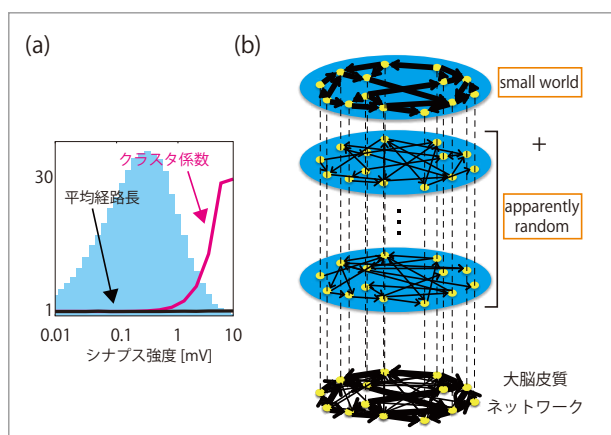
その結果、クラスタ係数がシナプス強度の強いサブネットワークで特異的にきわめて高い値をとること、またそれにもかかわらず、平均経路長はランダムネットワークと同等の値に保たれていることを発見した (図-4)。クラスタが互いに孤立していればニューロン間の平均経路長は発散するか非常に大きな値をとるため、この結果は、少数の強いシナプス結合だけでネットワークの連結性が保たれていることを意味し

ている。つまり強いシナプス結合が作るクラスタ性の高いモチーフは、ネットワーク内に互いに孤立して存在しているわけではなく (図-3a)、クラスタ性の高いモチーフがさらにつながり合うことで大域的な構造も作られていることが分かる (図-3b)。局所的なクラスタ性 (ランダムネットワークよりも密な結合) と、大域的な連結性の両方の性質を併せ持つネットワークは、スモールワールドネットワークと呼ばれており、ネットワークを扱う多くの分野で近年注目を集めている。大脳皮質の興味深い点は、このスモールワールド性が強いシナプス結合に対して特異的に現れることである。大多数の弱いシナプス結合はランダムネットワークと同等のネットワークを形成しており、その意味で神経ネットワーク構造はシナプス結合強度に応じた二重性を持つ (図-4b)。

スモールワールド構造とランダムネットワークの二重性が神経情報処理に果たす役割は、今後の重要な研究課題である。現在までの予備的な研究から、視覚入力に対する神経応答の頑健性を要請したネットワークの学習によって、この二重性が自然に獲得されることが分かり始めている。また次章で述べるように、ネットワーク構造の強い不均一性は、神経活動の自発性やゆらぎと密接にかかわっていることも分かっている。これらの要素は予測、推定、学習など、脳の重要な機能と密接にかかわっているため、自発性やゆらぎに着目した脳情報処理の研究との関連は特に重要になるだろう。

スパイク発火の不規則性と自発ゆらぎ

ネットワーク上で観測されるスパイク発火の興味深い点は、スパイク発火が、時間的にまったくランダムなタイミングで不規則に生成されているように見え、さらにそのときの膜電位も非常に強くゆらいでいる点である。実際、実験的に得られるスパイク発火の時系列はポアソン過程でとてもよく記述できるし、強くゆらぐ膜電位の時系列は、特徴的時間ス



■ 図-4 (a) シナプス結合強度ごとのサブネットワークにおけるクラスタ係数と平均経路長。片対数表示。背景は対応するシナプス結合強度の密度分布。(b) 大脳皮質の神経ネットワークは、少数の強シナプス結合がつくるスモールワールドネットワークと、多数の弱い結合がつくるランダムネットワークの重ね合わせとしてよく記述できる。

ケールを持たない白色ガウスノイズで駆動される確率微分方程式としてよく記述される。またたとえば、同一の画像を複数回提示する実験では、同一画像を動物が見ている場合でも、脳内のスパイク発火時刻は、毎回異なることが報告されている。

さらに興味深いことに、不規則なスパイク発火や膜電位のゆらぎは、動物が何の感覚入力も受けず、神経ネットワークが外部から何の入力も受けていないときにも継続的に発生していることが知られている。外界からの入力なしに自発的に発生するこの活動は、大脳皮質の持続的自発発火活動（自発ゆらぎ）と呼ばれている。

神経細胞も生物であるから、多少ゆらぐのも当然と思えるかもしれないが、そうではない。ネットワークから単離した神経細胞は、自発的にはほとんどスパイク発火せず、定常入力に対して、きわめて正確なタイミングで規則的に応答する信頼性の高い素子であることが確認されている。つまり自発ゆらぎは、単一細胞の不可避な性質ではなく、ネットワークの何らかの効果によって実現されている。ところが一方で、単純なネットワーク上では、自発ゆらぎは簡単に不安定化してしまうことも知られている。これは先に述べたクラスタ構造によって、スパイク発火が次々と拡大し、多数の神経細胞のスパイク発火タイミングが同期発火する発作的な状態に簡単に移行してしまうからである。

つまり神経ネットワークにおける自発ゆらぎの存在は、まったく自明ではない。それどころか発作的な同期発火を引き起こす危険性さえ伴っている。それでも自発ゆらぎが安定的に観測される事実は、ゆらぎが単なる背景ノイズではなく、神経情報処理にとって機能的に重要であり、神経ネットワークが、ゆらぎを積極的に維持する何らかの仕組みを備えていることを示唆するようである。

この問題を解く鍵の重要な要素が、前章で述べたシナプス結合強度の強い不均一性である。我々は、少数の非常に強いシナプス結合と、多数の弱い

シナプス結合の共存が、自発ゆらぎを生み出すメカニズムであることを発見した⁴⁾。まず各神経細胞は、多数の弱いシナプスを介してネットワーク全体からスパイク発火を受け取ることで、膜電位を閾値以下の範囲で上昇させる。多数のスパイク発火を積算しているため、膜電位のこの上昇には、必然的に強いゆらぎが伴う。さらにその上で、神経細胞は少数の非常に強いシナプスを介して、それぞれ特定の神経細胞から強い入力を受け取る。これによって膜電位は閾値を超え、スパイク発火が伝播していく。膜電位がゆらいでいるため、スパイク発火伝播のタイミングは不規則になり、この不規則性によって、スパイク発火タイミングが分散され、ネットワーク全体の発作的な同期発火が抑制される。伝播したスパイク発火は再び、多数の弱いシナプスを介してネットワークのさまざまな個所の神経細胞の膜電位のゆらぎを生み出す。

このループが脳内の自発ゆらぎのメカニズムである。実際シナプス結合強度の強い不均一性が存在することで、このループが安定化することが示される。さらに、多数の弱いシナプス入力がつくるゆらぎによって、少数の強いシナプスを介したスパイク情報伝達が最適化されていることも明らかになった。

興味深い点は、膜電位のゆらぎが多数の弱いシナプスを介したスパイク発火伝播の総和としてネットワーク自身によってつくられているために、ある神経細胞における膜電位ゆらぎの強度や時間相関などの統計的性質が、その神経細胞の局所的な活動状態だけではなく、大域的な神経ネットワークの状態に応じて変化することである。実際、膜電位ゆらぎの強度やスパイク発火の不規則性は、安静状態にあるとき、睡眠時、高い注意を払って活動しているときなど動物の活動の状況に応じて変化する。たとえば睡眠時には、膜電位が低くスパイク発火が極端に少ない状態（Down state）と、膜電位が上昇して大きくゆらぎ、不規則な低頻度のスパイク発火が持続的に見られる状態（Up state）が1秒周期程度で繰



り返されている。このようなゆらぎの変化が、情報処理のモード変更に用いられている可能性も指摘されている。また理論的にも、神経ネットワーク上での、ある個所でのスパイク発火伝播が別の個所の神経細胞の膜電位のゆらぎを調整することで、スパイク発火の伝播が互いに影響を与え合い、ある種の経路制御や、スイッチング、高容量な記憶の実現など、多くの機能が可能なことが示されている。ゆらぎの状態が可塑性や学習にとって重要な役割を果たしている可能性も高い。

自発活動と脳の情報処理

多数のモチーフの存在、スモールワールド構造、結合の二重性、ネットワーク自身が再帰的に生み出す自発活動とゆらぎは、どれも共通して、大脳皮質神経ネットワークが、入力を単純に出力に変換する一方方向ネットワークではなく、フィードバックやリカレント（再帰的）結合が重要な役割を果たす動的なシステム（ダイナミカルシステム、力学系）であることを強く示唆している。

フィードバックやリカレント結合が持つ機能的意義は必ずしも明らかにはなっていない。機械学習の観点から見れば、フィードバック結合の果たす役割として、学習時の誤差信号の伝搬があげられるだろうし、時間情報処理にはリカレント結合は必須だろう。フィードバック結合は、文脈依存的な注意や、強化学習に必要な報酬の分配にも重要だと考えられる。リカレントネットワークをある種の情報溜めとして用いることで、基礎的な課題の学習をきわめて簡単に実現可能な Reservoir Computing (Liquid State Machine, Echo State Network) と呼ばれる枠組みも重要だと考えられており、多くの研究が行われている^{☆1}。

^{☆1} たとえば, Sussillo, D. and Abbott, L. F. : Generating Coherent Patterns of Activity from Chaotic Neural Networks, *Neuron* 63 (4), pp.544-557 (2009).

大脳皮質が実現する機能の多くは、未知の入力や未来など、何らかの推定問題として定式化できるため、不均一なシナプス結合や神経活動のゆらぎを、推定問題を効率的に解決するメカニズムであると考えられる仮説も提案されている。この考え方の1つが、神経ネットワークは入力刺激を説明する外界の生成モデルを構築しており、確率的なスパイク発火活動は、その生成モデルからのサンプリングだということである。実際、最新の研究によって、ゆらぎを伴う神経活動が、マルコフ連鎖モンテカルロのような高次元の確率分布からのサンプリングを効率的に実現できること⁵⁾、その確率分布が実際のシナプス可塑性に近い学習則で、スパイク発火自身によって学習可能なこと、さらに、この仮説から導き出される数理モデルによって、脳のゆらぎの複数の性質が統一的に説明できることなどが報告されている。

脳が果たす役割のうち、生物の生存に直結する最も重要な機能の1つが、未来の予測だろう。たとえば我々ヒトは、過去の経験や、現在の文脈を最大限活かして、先を読むことで不確実な世界で進化的に生き延びてきたと考えられる。動画や言語などを含め、時間が重要な役割を果たす問題の解決は、現在の人工ニューラルネットワークのまだ苦手とする分野だが、脳にとっては、時間変化する信号こそ自然なものであり、それらを扱う方が、静的な入力を扱うよりも得意にさえ思える。

この考え方に立つ有力な仮説が、大脳皮質を過去から未来、あるいは同時刻の入力信号間の関係を予測し、効率的な表現を獲得するシステムだと考える予測符号化 (predictive coding) の概念である。予測符号化を仮定した数理モデルによって、視覚野神経細胞の受容野などの応答特性がよく説明できることは、早くから指摘されていた。

予測符号化に関する最近の興味深い進展に、神経ネットワークの自発性やゆらぎが、ある種の予測符号化の帰結として説明できることを示した Korenらの研究がある⁶⁾。彼らは、ネットワーク中の神経

細胞は、ある種の予測符号化の予測誤差をリアルタイムに計算しており、神経細胞間のスパイク伝達によって、その予測誤差が減少するときのみスパイク発火を行うとの仮説を立てた。この仮説からスパイク発火の条件を求めると、その条件が実際の神経細胞のスパイク発火ダイナミクスとよく一致することを示し、さらにそこに、シナプス伝達の不可避な遅延や微小ノイズを導入すると、大脳皮質で観測されるのとよく似た自発活動が自然に発生することを示した。脳内の自発活動時には、興奮性神経細胞の活動と抑制性神経細胞の活動に短時間スケールの高い相関（興奮抑制バランス）が見られるが、このバランスがリアルタイムな活動予測として理解できることも指摘している。彼らの言う予測符号化は、必ずしも時系列予測の意味での予測符号化ではないのだが、予測という、脳にとってきわめて重要な機能と、自発活動やゆらぎなど、人工ニューラルネットワークにはほとんど取り入れられていない脳の特徴との関係を具体的に示したことは意義深い。学習と予測を時間的に分離せず、スパイク発火自体をリアルタイムな予測誤差最小化と結び付ける視点も興味深く、今後、機械学習への応用を含むさまざまな発展の可能性が期待される。

参考文献

- 1) Song, S., Sjöström, P. J., Reigl, M., Nelson, S. B. and Chklovskii, D. B. : Highly Nonrandom Features of Synaptic Connectivity in Local Cortical Circuits. *PLoS Biol.*, 3 (3), e68 (2005).
- 2) Watanabe, K., Teramae, J. and Wakamiya, N. : Inferred Duality of Synaptic Connectivity in Local Cortical Circuit with Receptive Field Correlation. *Lecture Notes in Computer Science*, 9947, pp.115-122 (2016).
- 3) Cossell, L., Iacaruso, M. F., Muir, D. R., Houlton, R., Sader, E. N. and Ko, H., et al. : Functional Organization of Excitatory Synaptic Strength in Primary Visual Cortex. *Nature*, 518 (7539), pp.399-403 (2015).
- 4) Teramae, J., Tsubo, Y. and Fukai, T. : Optimal Spike-based Communication in Excitable Networks with Strong-sparse and Weak-dense Links. *Sci. Rep.*, 2, 485 (2012).
- 5) Jonke, Z., Habenschuss, S. and Maass, W. : Solving Constraint Satisfaction Problems with Networks of Spiking Neurons. *Front. in Neurosci.*, 10 (70), 118 (2016).
- 6) Koren, V. and Deneve, S. : Computational Account of Spontaneous Activity as a Signature of Predictive Coding. *PLoS Computational Biology*, 13 (1), e1005355 (2017).
(2017年9月30日受付)

寺前順之介 teramae@ist.osaka-u.ac.jp

1998年京大理学部卒業、2003年同大学院博士後期課程修了。理化学研究所脳科学総合研究センターなどを経て、現在、大阪大学大学院情報科学研究科バイオ情報工学専攻准教授。非線形科学、脳型情報処理研究に従事。