

■教育講演

認知と運動の計算論的神経科学

川 人 光 男*

要旨：脳機能解明のための新しいアプローチとして計算論的神経科学が注目され出した。その方法論の基礎となっている Marr の脳研究のための三つのレベルに関する議論をまず紹介する。次に脳の高次機能に関する最近のトピックスをいくつかふれる。第3に大脳皮質の視覚情報処理について筆者らが提案している順逆オブティクスモデルを説明する。このモデルでは高次視覚野から低次視覚野へのフィードバック神経結合が画像の生成過程、つまり光学（オブティクス）の順方向のモデルを提供していると考ええる。逆に低次視覚野から高次視覚野へのフィードフォワード神経結合は画像生成過程の近似的な逆モデル（逆オブティクス）を提供していると考ええる。この順逆オブティクスを通す繰り返し演算によって速くても正確な視覚の計算が説明できる。また複数の視覚モジュールの統合を組み合わせ論的な爆発を起こさずに効率的に行える。第4に軌道の生成のダイナミックな最適理論を紹介し、視覚の順逆オブティクスモデルと深い関係にある順逆ダイナミクスモデルで最適軌道生成が行えることを示す。最後に逆ダイナミクスモデルを学習で獲得するためのフィードバック誤差学習則によって小脳のさまざまな部位の機能が統一的に理解できることを示す。

神経心理学 10; 18~25

Key Words：計算理論, 順逆オブティクス, 逆モデル
computational theory, forward-inverse optics, inverse dynamics

まず計算論的神経科学（Computational Neuroscience）と呼ばれる分野の方法論を説明する。神経科学は神経細胞、神経回路を研究の対象とする学問で脳機能の科学的理解はその最も重要で困難な課題の一つである。従来は、神経生理学、神経解剖学、神経生化学、神経学など基礎医学の実験的アプローチや、臨床観察が主要な方法であった。しかし神経系や脳などの複雑なシステム、なかんずくその情報処理を理解しようとする以上記の実験神経科学のアプローチだけでは不十分で、理論やモデルに基づく研究が必要であることは50年前からすでに意識され、N. Wiener のサイバネティクスや J. Von Neuman の計算機と脳、あるいは W. Mc-

Culloch と W. Pitts の研究として具体化された。

神経回路や脳の数学的モデルの研究は長年にわたり続けられてきたが、それが計算論的神経科学という新しい名前の下に一つの活発な学問分野を形成し、実験的神経科学と同等に扱われるべき重要な方法論であると認識されだしたのは1980年代に入ってからである。計算機を主な手段として用いて神経科学の研究を行っているものをすべて計算論的神経科学と呼ぶという定義もあるようだが、これはつまらない。ここでは David Marr の脳の計算理論に陰に陽に基づく脳研究のアプローチを計算論的神経科学と呼ぶ。

Computational Neuroscience of Cognition and Behavior

*株式会社エイ・ティ・アール人間情報通信研究所第3研究室, Mitsuo Kawato: ATR Human Information Processing Research Laboratories, Department 3

I Marr の計算理論

Marr は脳を理解するためには三つの異なるレベルでの理解が必要であると主張した。最上位のレベルは抽象的な計算理論である。そこでは計算の目標は何か、なぜそれが適切なのか、そしてその実行可能な方略の論理は何なのかということが問われる。真ん中のレベルでは入力と出力の表現および入力を出力に変換するのに用いられるアルゴリズムが決定される。つまり上位の計算理論がどのように実現されるのかを研究するのである。最下位のレベルは、アルゴリズムと表現がどのようにして物理的に実現されるかについて詳細に理解するいわば計算機構造の研究である。この三つのレベルを簡単に、計算理論のレベル、(表現と)アルゴリズムのレベル、ハードウェア(による実現)のレベルと呼ぶ。

一つの計算理論を実現するのに複数の表現とアルゴリズムが可能である。一つのアルゴリズムを実現するのに複数のハードウェアが可能である。はるか昔に書かれた本が発見されてそれを研究する例で説明しよう。その本が石板に書かれているか、パピルスか、羊皮紙か、またインクの方法は何か、ページ数はいくらか、重さはいくらかということを調べるのがハードウェアの研究である。言語はヘブライ語か、ギリシャ語か、英語か、また文字は何か、どういう構成になっているかなどを調べるのが表現とアルゴリズムのレベルである。その本に書かれている内容は何かを解き明かすのが計算理論である。

本でも脳でも計算理論の研究が進まなければわかったことにはならないことが納得されると思う。しかし Marr の3レベルをはきちがえて、単一の計算理論を構成するのに複数のアルゴリズムと表現、複数のハードウェアが可能なことから下のレベルの研究をしても時間のむだで計算理論の研究だけしておれば良いという立場の研究者が出てきてしまった。残念なことに Marr の伝統が残るべき MIT の人工知能研究所にそのような人が多い。これが間違ってい

ることは計算理論の難しさと Marr の研究の具体例から明らかである。計算理論が最も重要だからといって、下のレベルぬきでそれだけを研究しようとしても、とっかかりがなくてできないのである。脳のハードウェアと可能な表現について実験的神経科学からのしっかりとしたデータがあり、それが拘束条件となって初めて正しい計算理論の枠組みが絞り込めることになる。それでなければ例えばロボット制御の計算理論を作れば脳の運動制御が理解でき、コンピュータのチェスプログラムを開発すれば脳の思考機能が理解できるというおかしなことになってしまう。

計算論的神経科学の理想的なアプローチがとれるのは脳のある機能について、それに関わる脳、神経系や受容器、効果器のハードウェアが良く調べられており、それらの生理学的研究によって表現もある程度明らかで、可能なアルゴリズムの目星もついている場合である。このときこれらの下のレベルの理解と整合性が高く、しかもそれ以上のデータを予測する計算理論が構築されるのが理想である。つまり、三つのレベルの研究が互いに他のレベルの理解に拘束条件を与え、また新しい実験やデータを示唆するというものである。このような理想的な状況は運動制御や視覚研究の一部で実現されているにすぎないが、記憶、注意、思考などといった脳の高次機能を理解するにもこれが唯一の科学的方法論であると考えられる。

ここ数年、計算論的神経科学が花開いた要因として(1)神経回路モデル研究の地道な積み重ね(甘利, 1972), (2)認知科学において、神経回路に似た並列分散処理回路で、人間の情報処理をモデル化するコネクショニズムが勃興したこと(ラメルハート, 1989), (3)シナプス可塑性の解明などを中心とする実験的神経科学の急速な進歩で理論の基礎となるデータが得られるようになったこと, (4)研究用のコンピュータが良くなって、大規模な神経回路モデルや詳細なモデルなども比較的簡単にシミュレーションできるようになったこと, (5)工学技術として一人歩きしだした人工的神経回路(ニューラルネット)

の理論と応用が進んだこと、等があげられるだろう(川人, 1988)。

計算論的神経科学の隆盛の一端は、学会や雑誌、大学の学科や大学院プログラムが続々と新設されること、北米神経科学会などで数百の発表と複数のシンポジウムが企画される点に伺える。

II 脳の高次機能の計算論的アプローチ

脳の高次機能についても多くの興味深い研究が行われている。思い付くままに例をあげる。言語については、リカレントネットワークに多数の例文を与えて、自然言語の文法構造が獲得できることが明らかにされた(John, 1988)。宣言型の記憶の長期記憶のモデルとしてホップフィールドモデル(Hopfield, 1982)に代表される連想記憶神経回路モデルが、主に物理学者によって研究された。ある決められた大きさの回路がどれだけたくさんのパターンを記憶できるかという記憶容量が詳しく調べられた。回路の中のニューロンのごく一部が発火するように回路を構成すると(スパース符号化と呼ばれる)、記憶容量が増えることが理論的に示された(Amari, 1989)。視覚記憶弁別課題を遂行中のサルの下側頭葉ニューロンの発火パターン(Miyashita, 1988)がこのスパース符号化で説明できると言う指摘もなされた。

サルに遅延見本合わせなどの短期記憶課題を行わせて、下側頭葉などからニューロン活動を記録すると、遅延期間中に発火頻度がニューロンごとに特徴的に変化する。リカレントネットワークに短期記憶課題を学習させた後で、モデルの中のニューロンの発火パターンを調べると、実際のそれと一致するものが多く見いだされた(Zipser, 1991)。

三次元物体のパターン認識に、物体の三次元モデルを使わずに、物体をいくつかの特徴的な方向から見た二次元像だけを使う神経回路モデルが提案されている(Poggio, 1990)。ヒトの心理実験の結果を再現するだけでなく、サルの下側頭葉の顔ニューロンに真正面から見た顔や横顔に特徴的に応答するものが有ること

(Perrett, 1982)に対応している。

III 視覚の計算理論

視覚の研究では、実験的神経科学、心理物理学、計算論的アプローチの三つの研究がうまく噛み合っている。Marr は(マー, 1987)、視覚の目的が、網膜やカメラの受光面に与えられた二次元の画像から三次元世界を推測することであるとした。ところが光学に基づいて像が結ばれる過程で、三次元世界の情報が二次元に圧縮されて落ちているので、この計算は不良設定問題になっている。しかし私たちは視覚の問題を苦もなく解いているので、脳の中には、不良設定問題を良設定問題とするために、視覚三次元世界の内部モデルがあることになる。この内部モデルは、世界に関する事前知識とも言えるし、視覚計算のための必要な拘束条件とも言える。視覚計算機構が、与えられた画像データから、三次元世界の様子を推測するとき、推測値とデータが一致するというだけでは答が正しくもとめられないので、さらに推測値が計算機構が持っている世界のモデルとよく適合するという条件も付け加えてやる。すると、ただ一つ安定した答が得られる。このようにして求められた答は多くの場合正しいが、さらに興味深いことには、ヒトと同じような錯視も起こす(Poggio, 1985)。

IV 高次視覚野と視覚モジュールの統合

視覚の生理学の重要な成果として30個以上に及ぶ高次視覚野の発見があげられる。たとえばMT野、V4野、下側頭野は各々動き、色、物の形などの画像に含まれる特定の手がかりを処理していると考えられる。色、陰影、動き、テクスチャー、両眼視差など画像に含まれる手がかりの内一つだけから三次元世界の面の向きや奥行きを推測する計算機構を、初期視覚のモジュールと呼ぶ。ハードウェアとしてみれば、高次視覚野の一つずつが視覚のモジュールの大きさに対応する。格子縞パターンの動きを見せたとき、V1野では、一つ一つの縞に垂直な動き成分しか検出できないのに大して、MT野

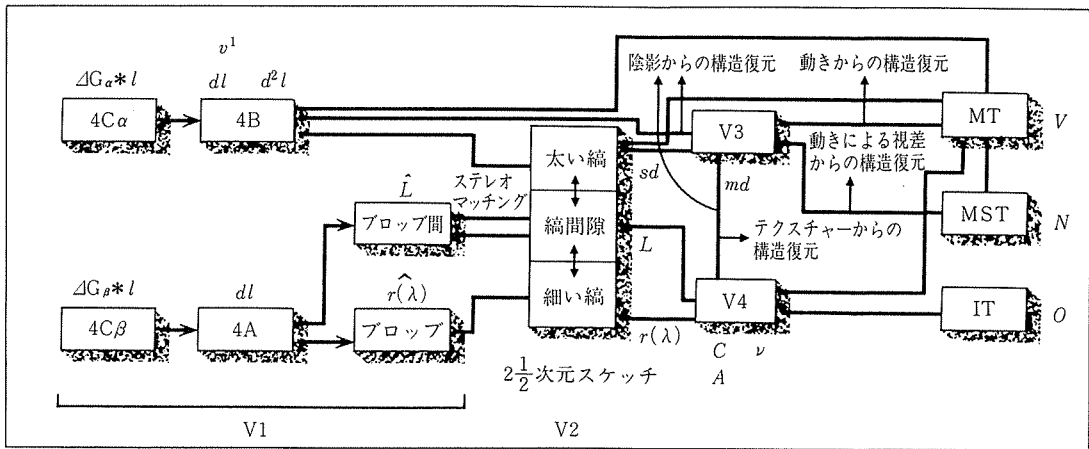


図1 一次視覚野 (V1) と高次視覚野 (V2~V4) の並列・階層相互作用モデル

V1とV2はその内部構造まで示してある。イタリック文字は、各解剖学的部位が画像生成モデルにおいてなにを表現するかを示す。

ではパターン全体の動きに応答するニューロンが見つかる。このような覗き窓の問題も、不良設定問題の一種で、それを解く計算理論 (Poggio, 1985) と神経回路モデルが提案され、モデルではV1とMTに相当する部分がある (Wang, 1989)。V4は照明光の波長が変わっても、物体固有の色が推定できる色の恒常性の性質がニューロン発火に現れる部位である。色の恒常性を訓練によって学習した神経回路モデルのニューロンの受容野は、中心の狭い興奮性の領域と、非常に広い周辺抑制の領域からなるが、これはV4ニューロンとにている (Hurlbert, 1988)。

視覚計算理論の重大な困難として、従来の繰り返し計算を行う神経回路モデルの計算時間が人の視覚情報の処理時間 (150から350ミリ秒) に比べて長すぎると言う問題と、複数の視覚野の出力をどう統合して単一の視覚像を得るかと言う問題があった。著者と乾敏郎氏は、この二つの問題を同時に解決するモデルを提案した (図1)。低次の視覚野から高次の視覚野に前向きの神経結合が有るだけでなく、高次から低次に逆向きの結合が有ることが知られている。高次の視覚野では、三次元視覚世界に関するより抽象的な表現が推定され、低次の視覚野では二次元画像に近い表現がなされている。前向き神

経結合は、画像生成過程 (光学) の近似的な逆モデルを、後向き神経結合は、光学の順方向モデルを与えていると考えられる。こうすると、少ない繰り返し計算で正しい推定が行えるだけでなく、それぞれの視覚モジュールより網膜に近い場所 (V2) で、モジュールの統合が行える (川人ら, 1990, 1991)。

V 運動軌道計算の最適理論

ヒトがある点からほかの点へ多関節腕の到達運動を行うとき、手先の軌跡はほぼ直線的で、接線方向の速度が一つだけピークを持つベル型になることが1980年前後に明らかになった。このようなデータを、経由点を通る運動を含めて説明するために、手先の躍度 (加速度の変化) が最小になる軌道が生成されているとする計算モデルが Flash と Hogan によって提案された (Flash, 1985)。宇野洋二氏は (Uno, 1989)、制御対象である筋骨格系や外界のダイナミックな性質を最適化原理に入れるべきだとして、トルク変化最小モデルを提案した。またこちらの方が、さまざまな条件下でヒトの運動をよく説明することも確かめられた。

脳が軌道計画を実際に行っていることを示唆する実験結果は幾つも得られているので、著者らは図2に示すような神経回路モデルを提案し

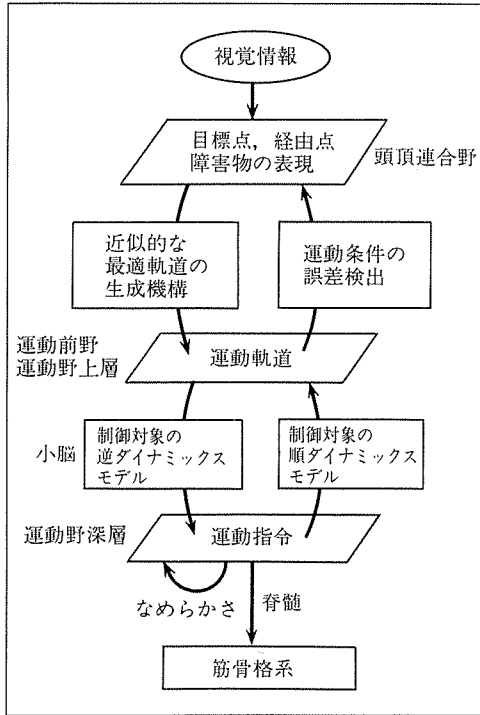


図2 軌道生成をする階層的神経回路モデル

トルク変化最小軌道などの運動指令がなめらかな軌道を生成し、それに基づいて制御するための階層的モデル、制御対象のダイナミクスの順方向のモデルと逆方向のモデルを両方もっていて、その両者を用いた繰返し演算で、軌道を生成・制御する点にその特徴がある。

ている（和田，1993）。視覚のモデルと同様に、制御対象の順モデルと逆モデルが組み合わせられ、最適問題が解かれる。

VI 逆モデルの学習と小脳

図1や2のモデルでは逆モデルが最も重要な役割を果たしているが、これを学習によって獲得することは計算理論の大きな困難の一つである。

運動制御において解かれなければならない軌道計画、座標変換、制御の問題等を解くためには中枢神経系が制御対象の内部モデルを学習により獲得して常に使用しなければならない。内部モデルは制御対象と同じ入出力方向を持つ順モデルと、全く逆の入出力特性を持つ逆モデルに大別できる。特に逆モデルは速くて滑らかな運動を行うには必須である。このような逆モデ

ルは、目標の運動パターンから正しい運動指令を計算してくれる教師が存在すれば、LTP, LTDなどを用いて簡単な神経回路内に学習で獲得できる。しかし、そのような教師は生物の運動学習では存在しない。例えば子供が言葉を学ぶとき、親は調音器官の筋肉への運動指令を直接教えてくれるわけではなく、音響空間での正しいターゲットを与えられるだけである。このような困難を解決するために、直接逆モデリング、順逆モデリング、フィードバック誤差学習（Kawato, 1987）などが提案された。直接逆モデリングは計算能力が不十分であり、順逆モデリングは不自然な学習則に依存しているため、生物における逆ダイナミクス学習機構としてはフィードバック誤差学習が一番もっともらしい。

逆ダイナミクスモデルが脳内に獲得されているとすれば、著しい可塑性、運動学習に関わること、逆モデル計算に必要な入力に平行線維入力として与えられることから、小脳がその座としてもっとも可能性が高い。実は前庭動眼反射（VOR）と視機性眼球運動（OKR）の適応に関わる神経回路を信号の流れから、ブロック図に書き直してみると、フィードバック誤差学習のブロック図3Aとよく対応がつくことがわかる。VORの前向き制御部分が、逆ダイナミクスモデルに対応し、OKRのフィードバック制御器からの信号が逆ダイナミクスモデルの学習による獲得の誤差信号に使われている。従って、フィードバック誤差学習の枠組みで、VORとOKRの適応的修飾をシミュレートできる。

霊長類のVORの適応については、その部位について10年に及ぶ論争があるが、運動学習の計算理論は全て小脳皮質にその適応部位があるとする片葉仮説を支持し、前庭核に適応部位があるとする説は支持されない。何故なら適応部位には目標軌道情報と運動指令の誤差情報の両者が収束していなければならないが、小脳皮質ではこの条件が完全に満足されるのに対し、前庭核ではそれが満足されないからである。

小脳皮質全体のさまざまなマイクロゾーンの一つ一つが特定の制御対象の特定の運動におけ

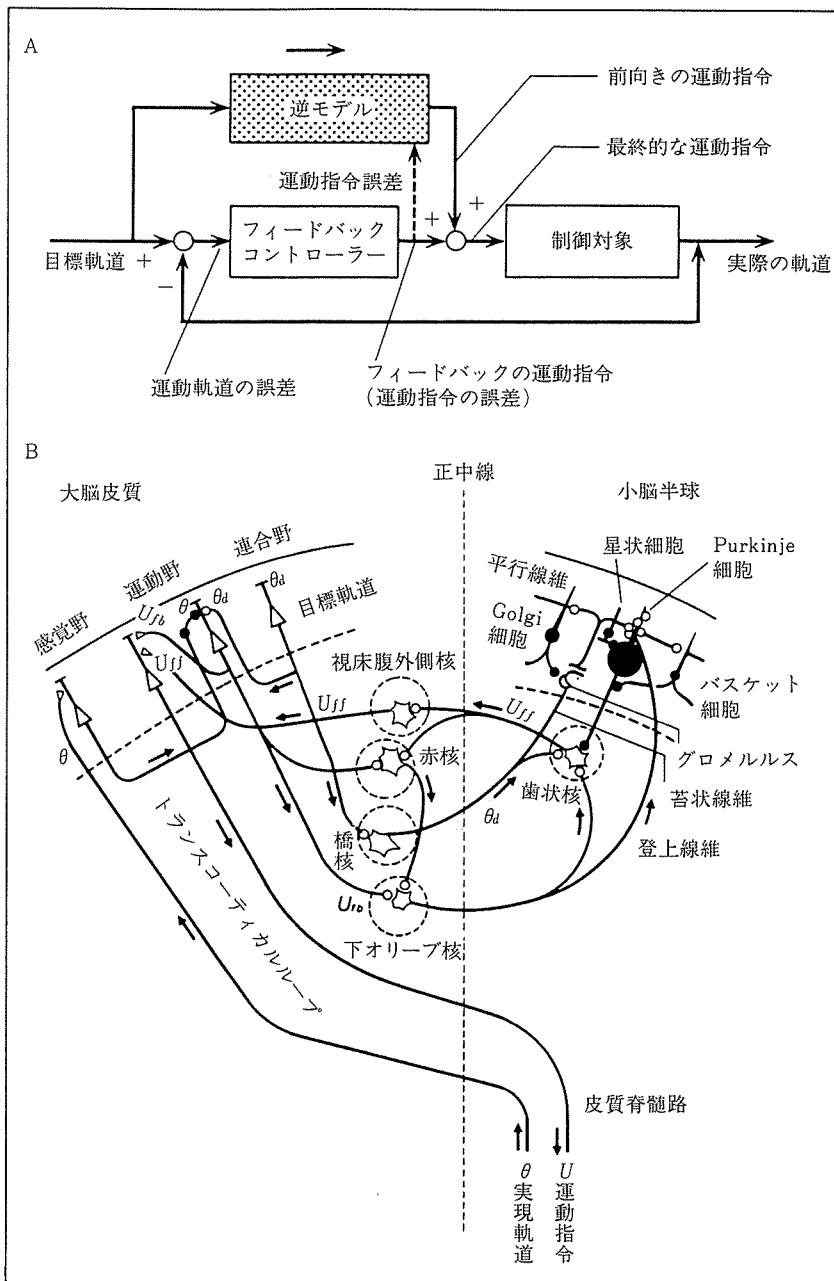


図3 フィードバック誤差学習

A: フィードバック誤差学習の仕組み, フィードバック誤差学習により, 制御対象の逆モデルを制御を行いながら学習で獲得するための脳のブロック図。つぎの図と対応させると, 目標軌道を計算するのが連合野, フィードバックループがトランスコーティカルループ, 逆モデルは小脳, 運動指令誤差が登上線維, 制御対象は脊髄内の神経回路と筋肉骨格系および外界を含んでいる。

B: 大脳・小脳連関とフィードバック誤差学習。図は, 小脳半球と大脳皮質の相互連絡路である大脳・小脳連関が, どのようにフィードバック誤差学習を実現する神経回路として理解できるかを模式的に示したもので, 図中 θ は実現した軌道, θ_d は目標とする軌道, U は運動指令, U_{fb} はフィードバック指令, U_{ff} はフィードフォワード運動指令を示す。

る逆モデルを提供しているという考えのもとに、図3Bの脳・小脳連関のモデルを提案した(Kawato, 1992)。各マイクロゾーンは、その登上繊維入力と出力を介して特定の前運動ニューロン神経回路と1対1に結合されている。前運動ニューロン神経回路がフィードバック誤差学習の負のフィードバック制御器に対応するのである。各マイクロゾーンは制御対象の状態や目標とする運動パターンの情報を平行線維入力として受け取る。一方、前運動ニューロン神経回路の出力を表現する登上繊維入力は運動指令の誤差を表している。ここで二つの入力の干渉で長期減弱が生じて、皮質内に制御対象の逆モデルが獲得されるのである。最初は前運動ニューロン神経回路にだけ頼って遅くてぎこちない運動しかできなかったのが、小脳皮質に逆モデルが獲得されると、それを用いた速くて滑らかな制御が行える。最近では、眼球運動中のサルの小脳プルキンエ細胞の発火パターンが逆モデル仮説に基づいてよく再現できることも示した。

小脳に逆モデルだけでなく順モデルも獲得されるのか、運動パターンの生成や高次認知機能の自動化に我々の理論を拡張して対応できるのかを検討することなどは今後の課題である。

最近の計算理論の発展について、高次機能、認知と運動について著者らの研究も含めて駆け足で紹介した。より詳しく丁寧に、数式を使わない説明については拙著(川人, 1992)をご覧ください。

参考文献

- 1) Amari S : Characteristics of sparsely encoded associative memory. *Neural Networks* 2 ; 451-457, 1989
- 2) 甘利俊一 : 神経回路網の数理. 産業図書, 東京, 1972
- 3) デビッド・マー (乾敏郎, 安藤広志訳) : ビジョン. 産業図書, 東京, 1987
- 4) Flash T, Hogan N : The coordination of arm movements : An experimentally confirmed mathematical model. *Journal of Neuroscience* 5 ; 1688-1703, 1985
- 5) Hopfield JJ : Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proceedings National Academy Sciences of USA* 79 ; 2554-2558, 1982
- 6) Hurlbert A, Poggio T : Synthesizing a color algorithm from examples. *Science* 239 ; 482-485, 1988
- 7) John MF, McClelland JL : Learning and applying contextual constraints in sentence comprehension. *Carnegie Mellon University Technical Report AIP-39*, 1988
- 8) Kawato M, Furukawa K, Suzuki R : A hierarchical neural-network model for control and learning of voluntary movement. *Biological Cybernetics* 57 ; 169-185, 1987
- 9) 川人光男 : 米国で活発化する計算論的神経科学研究. *学術月報* 41 ; 61-68, 1988
- 10) 川人光男, 乾敏郎 : 視覚大脳皮質の計算理論. *電子情報通信学会論文誌 D-II* 73 ; 1111-1121, 1990
- 11) 川人光男, 乾敏郎 : 視覚皮質の計算理論——再構成からパターン認識, 記憶まで. *岩波科学* 61 ; 214-222, 1991
- 12) 川人光男 : 脳の仕組み. 読売新聞社, 東京, 1992
- 13) Kawato M, Gomi H : The cerebellum and VOR/OKR learning models. *Trends in Neurosciences* 15 ; 445-453, 1992
- 14) Miyashita Y, Chang HS : Neuronal correlate of pictorial short-term memory in the primate temporal cortex. *Nature* 331 ; 68-70, 1988
- 15) Perrett DI, Rolls ET, Caan W : Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research* 47 ; 329-342, 1982
- 16) Poggio T, Torre V, Koch C : Computational vision and regularization theory. *Nature* 317 ; 314-319, 1985
- 17) Poggio T, Edelman S : A network that learns to recognize three-dimensional objects. *Nature* 343 ; 263-266, 1990
- 18) ラメルハート DEら (甘利俊一監訳) : PDPモデル. 産業図書, 東京, 1989
- 19) Uno Y, Kawato M, Suzuki R : Formation and control of optimal trajectory in human

- multijoint arm movement-minimum torque-change model. Biological Cybernetics 61 ; 89-101, 1989
- 20) 和田安弘, 小池康晴, 川人光男: 連続書字運動の計算論的モデル. 電子情報通信学会論文誌 D-II76 ; 2400-2410, 1993
- 21) Wang HT, Mathur B, Koch C : Computing optical flow in the primate visual system. Neural Computation 1 ; 92-103, 1989
- 22) Zipser D : Recurrent network model of the neural mechanism of short-term active memory. Neural Computation 3 ; 179-193, 1991

Computational neuroscience of cognition and behavior

Mitsuo Kawato

ATR Human Information Processing Res. Labs.

David Marr postulated that the following three levels are essential for complete understanding of brain functions : (i) hardware level, (ii) information representation and algorithms, (iii) computational theory. At the third level, one needs to study what kind of computation is executed in the brain, what are the inputs and outputs for that computation, and how is that computation made possible. In our laboratory, we are studying communication functions

of the brain including motor control and visual perception for this level by utilizing multiple methods such as mathematical analysis, computer simulations of neural networks, engineering experiments, and psychophysical experiments. The research topics are roughly classified into three large categories : movement performance index and forward-inverse relaxation calculation, inverse dynamics model and cerebellum, and integration of multi-module information.