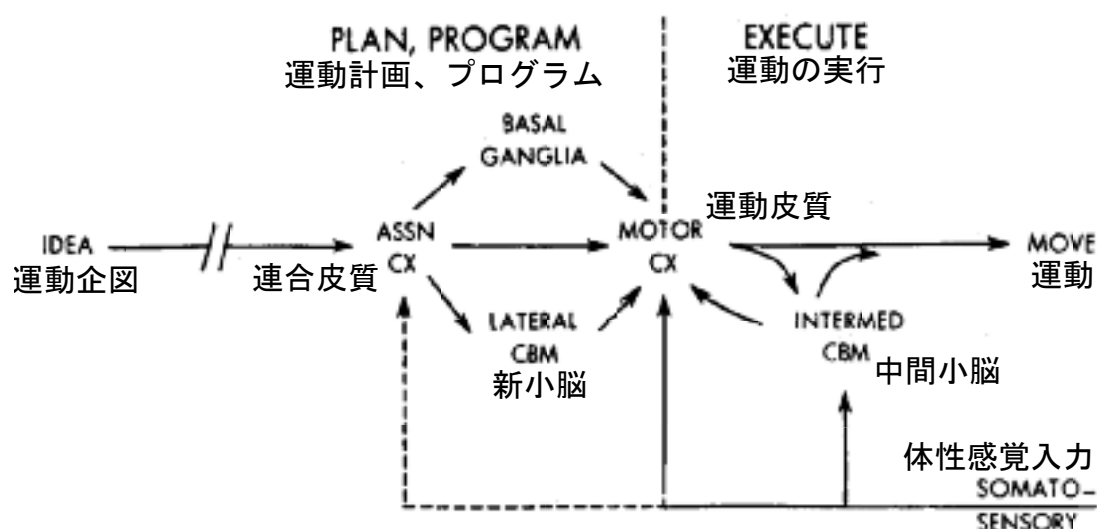


Theoretical Model for the Neural Circuits of Cerebral Cortex and its Related System 大脳皮質と関連する神経領域の回路モデル

このウェブページに解説する理論（モデル）は、実際の神経系に則して案出されたされたものです。「ここを生み出すマシナリー」として脳を理解するためには、現在の脳に関する知見と合致して、実際の脳に implementable な理論が必須だと考えます。そうしたもののなかで、基底核の re-inforcement learning model 強化学習モデルと小脳皮質の inverse dynamics model は現実の基底核あるいは小脳皮質と良く合致しているように見えます。

1) ここで、基底核と小脳を含めた脳の運動制御のスキームを考えてみましょう。Allen と Tsukahara (塚原伸晃) は 1974 年に下記のような運動制御のスキームを提案しました。

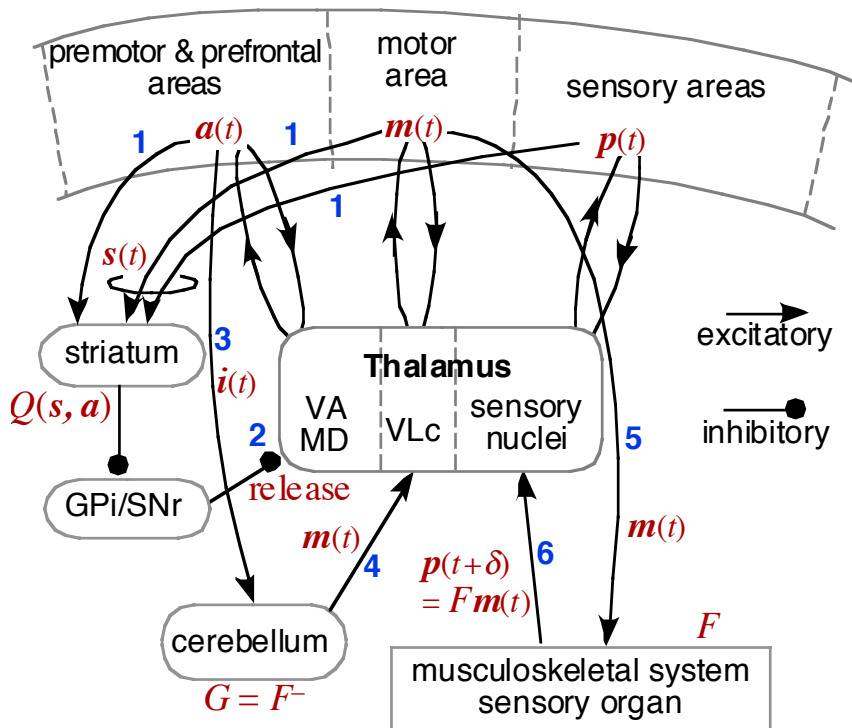


基底核は大脳皮質全般からの入力を受けて、いかなる行動をとるかといったことをサブシステムとして計算あるいは選択し、その結果を大脳皮質の運動関連領域に戻すループを形成します。一方、小脳はやはり大脳皮質全般からの入力を受けて、サブシステム内に形成されている内部モデルを用いて feed forward 制御の計算結果を大脳皮質運動野に戻すループを形成しています。上図ですとこれらが平行に走って運動皮質で出会う形になっていて、最終行動命令は運動皮質から発されるわけですから、この二つのシステムは大脳皮質のしもべとなって、それぞれ別の役割をこなして奉仕していると言えます。

ところが、基底核の行動選択のスキームは小脳のやっている内部モデルによる運動コマンドの生成よりも階層が高くあるべきなようにも感じられます。そこで、簡略すぎるきらいはありますが、以下のスキームを提案したいと思います。

2) 次ページに示すように、前提として1対1対応をしている視床と大脳皮質を一組のセットと捉えておきます [ただし、その対応が、少なくとも運動野では column-like module to cortical column でないこともわかってきています。Kuramoto et al., 2009]。そこで、行動発現のスキームは、まず線条体 striatum が大脳皮質全体から state $s(t) = m(t) \otimes p(t)$ [motor vector m と perception vector p との積] と action $a(t)$ を受け取ることから始まります (図中の 1)。ここで、

action $a(t)$ は前頭葉活動による simulated action と考えておきます。個々の線条体ニューロン j はさまざまな行動価値 $Q_j(s, a)$ を表現し、基底核の出力は行動価値の最大な $a(t) = a_k$ を選択し [t' は基底核回路を回った直後で t の微小時間後とします]、そのことを淡蒼球内節 GPi・黒質網様部 SNr を介した脱抑制によって、VA/MD-frontal areas [視床 VA 核・MD核-前頭皮質野] のシステムに伝えます (2)。この基底核ループの中で、生体は確率的にある行動を選択しているように見えます。この行動選択のための関数 $Q_j(s, a)$ はドーパミン信号を利用した強化学習則によって獲得・変更されていくと考えられます。



前頭皮質に戻された $a(t) = a_k$ [あるいは、VA/MD-frontal areas に implement されていて、脱抑制により選択された a_k] は、今度は intention vector $i(t) = a_k$ として、小脳に送り込まれます (3)。小脳では、行動選択もふくめた大脳皮質の意図 $i(t)$ に対し、筋肉・骨格系 F の逆モデル $G = F^{-1}$ を学習・形成しており、 $i(t)$ を実現するような feed forward motor command vector

$$m(t'') = F^{-1} \cdot i(t) \quad [t'' \text{ は小脳回路を回った直後で } t' \text{ の微小時間後とします}]$$

に変換して大脳皮質の VL-motor area [視床 VL 核・運動野] システムに返却します(4)。そうして最後に皮質からの final motor command として、 $m(t'')$ が筋肉骨格系に伝えられます (5)。その結果は、運動実行後、ですから筋骨格系に由来する time lag δ の後、

$$p(t + \delta) = Fm(t'') = FGi(t) = FFi(t) = i(t) = a_k$$

として sensory areas に戻って次の知覚になります (6)。以上、めでたく最大行動価値を与える行動結果を得ることとなり、一つの行動実行のフローが完成しました。

以上、Allen-Tsukahara のスキームと異なるところは、彼らのスキームが基底核系と小脳系が並列に作動していると考えているのに対し、こちらのスキームは

大脳皮質 → 基底核 → (皮質) → 小脳 → (皮質) → 筋肉骨格系

というように、基底核と小脳を直列に考えているところです。基底核の主な出力先である prefrontal area を中心とする frontal areas が小脳の主な出力先である motor area より上位の階層に いることを考えますと、こちらのほうが自然なスキームに見えるかもしれません。

2-1) 運動制御としては確率的な動的システムの最適制御なども考えられます。しかし、これらの最適制御では Kalman's optimal filter, Luenberger's observer などによって得られた「状態」を使用して、feedback 制御をすることになります。これよりも、小脳で実現されているであろう feedforward 制御の方がスピードの点で勝っており、生物はこちらの制御戦略を用いていると考えます。

2-2) 1回のトライアルごとに、行動価値 $Q(s, a)$ の学習がされていくためには、 $a(t)$ と $s(t)$ [あるいは $p(t)$] の活動がトライアルの終了によるドーパミンニューロンの反応まで維持されている必要があります。この点に、'working memory' が必要とされるところがあります。前頭前野あるいは頭頂連合野にそういったニューロンが見いだされることは、ここでの感覚・行動制御のスキームに合致するように思われます。

3) 大脳皮質と関係した事実として、以下の3点は脳科学の研究者は心にとどめておく必要があるでしょう。

(1) すべての大脳新皮質は対応する視床核を持っていて、その間には reciprocal connection が存在する。

(2) ほとんどの大脳皮質から基底核の線条体へ入力している。

(3) 多くの大脳皮質は、橋核を介して小脳皮質に入力している。

これらの、構成原則は大脳皮質の機能を考えるときに重要だと思われま

す。(2) と (3) の基底核と小脳は大脳皮質を乗せて動かす車の両輪として機能していますが、このフォーラムの項目1) と2) で解説しているように、これらの二つの組織の理論モデルがそれなりに現実味を帯びたものとして立ち現れてきています。さていよいよ次は大脳皮質と、そして(皮質ともっとも強い関係を結んでいる) 視床の理論モデルが理論研究者のターゲットとなるでしょう。個人的な考えですけれども、視床は基底核や小脳のように半独立のサブシステムとして見るのは正しくなく、もっと皮質と一体のニューロン群であり、皮質・視床系として一括して捉えるべきであろうと思います。フォーラムの項目3) と4) ではこのことに多少踏み込んで議論しております。

これからいったいいかなるモデルが皮質・視床系に立てられ、脳が「ここを生み出す」ことを理論的に表現できるのでしょうか？ なにやら、「曙光が新しいサイエンスの地平を照らし出す直前の、夜明け前にいるような予感」を感じているのは私だけでしょうか？

References

- Allen and Tsukahara (1974) Cerebrocerebellar communication system. *Physiol Rev* 54: 957-1006.
Kuramoto et al. (2009) Two types of thalamocortical projections from the motor thalamic nuclei of the

rat: A single neuron tracing study using viral vectors. *Cerebral Cortex* 19: 2065-2077.

(文責、金子武嗣; upload 070927, last update 100125)