

# 定性ニューロンを用いた衝動性眼球運動を支える 神経基盤の構造記述と挙動解析

Structural Description and Behavior Analysis of Neural Substrate  
Subserving Saccadic Eye Movement with Qualitative Neuron Model

田和辻 可昌\*<sup>1</sup>  
TAWATSUJI Yoshimasa

松居 辰則\*<sup>2</sup>  
MATSUI Tatsunori

\*<sup>1</sup>早稲田大学 大学院人間科学研究科  
Graduate School of Human Sciences, Waseda University

\*<sup>2</sup>早稲田大学 人間科学学術院  
Faculty of Human Sciences, Waseda University

Understanding the relationship between brain function and brain structure is important issue to understand mechanism of human cognitive activities. Qualitative reasoning can provide one of effective approach to tackle with this issue. In this paper, we proposed qualitative neuron model with which we described the neural substrate subserving saccadic eye movement. As a results, the simulation showed the burst discharges in the pontine reticular formation that should play an important role in controlling the saccadic eye movement. Thus it was confirmed that our qualitative neuron model has high expression power to the phenomenon related to the saccadic eye movement.

## 1. はじめに

### 1.1 背景

脳の情報処理に伴う認知機能を理解する上で、脳の構造と脳機能の間の接合は重要な課題である [Sporns 04][Pessoa 14]. これまで、脳機能を理解する試みとしては、脳部位の病変による機能不全などの臨床的知見や、Activation Studies による認知神経科学的知見を基に検討されてきた [Pastor 97]. 例えば、Klüver-Bucy Syndrome やてんかん患者 HM の例から扁桃体や海馬がそれぞれ恐怖、記憶に関係することが示唆されたことは有名である。また、fMRI などの計測機器を用いた実験では、実験条件である認知タスク中の脳部位の活動と対照条件の脳部位の活動を統計的に解析することで、認知機能と脳部位の関係を抽出することを試みている。

これらの実験アプローチは脳の部位と機能の関連を知る上で重要であるが、各脳部位が認知機能における「どの機能をどのように実現しているのか」に関しては説明を与えないという課題がある。たとえば、何か新しいものに目を向ける際には、物体の検出、新奇性の抽出、眼球運動の制御などの様々な機能が特定の機序によって強制的に作用し、これを実現していると考えられる。このためには、機能 (i.e. 新しいものに目を向ける) の部分機能 (i.e. 物体検出、新奇性の抽出、眼球運動の制御) を達成する神経基盤の挙動と、それらの大域的な相互作用を考慮に入れた神経基盤全体の挙動解析および因果解析が必要不可欠である。しかし、系の規模が巨大になればなるほど、定量モデルでは因果解析を行うことが困難になる。これは、系に存在する変数量の増大によって、系全体に存在する定量的な微分方程式の解析が困難になることに加え、定量モデルでは解の生成はできても、解にいたる変数同士の変化の影響に関する因果は陽に示されない [西田 93] という本質的な問題に由来する。

### 1.2 目的とアプローチ

本研究では、大域的な脳の情報伝播に関する挙動解析および因果解析を行う方法として定性推論に着目する。本報告では、このような定性推論に基づく神経情報伝播の挙動解析・因果解析の確立を志向し、まず脳部位における機能の定性的記述に伴

う解の生成可能性について検証する。

まず、2 節ではこれまでの脳の情報伝播に関する定性モデルに関する既往研究を俯瞰する。次に 3 節では、定性推論において重要となる、モデル化の対象となる構造を明確にする。本研究では、脳の部位 (e.g. 扁桃体、海馬、...) を一つの構造単位として見なし、これらは代表ニューロンによってお互いが結合されているという立場に立つ。この上で、代表ニューロンの挙動を表現する定性ニューロンモデルを構築する。最後に 4 節では、構築した定性ニューロンモデルを用いて、衝動性眼球運動 (SEM:Saccadic Eye Movement) 制御に関わる神経基盤を例に挙げて、解剖学的知見に基づき各脳部位を結合し、本定性ニューロンモデルを用いて衝動性眼球運動が表現可能であることをシミュレーションによって明らかにする。

本シミュレーションの結果、SEM の制御に関わるとされる橋網様体の定性ニューロンの出力において、バースト発火に関する挙動が確認され、解剖学的知見に整合することが示唆された。このことから、定性モデルは SEM 制御に関わる現象に対して記述表現力を有していることが確認された。

## 2. 関連研究

脳の情報処理を定性的に捉える試みはこれまで多くのモデル研究で行われてきた。ニューロンの挙動を記述するにあたり、式 (1) の integrated-and-fire モデルは入力電流  $I(t)$  に応じて発火周波数が上昇するという性質を単純な形で記述 [銅谷 12] できる点で優れている。

$$\begin{cases} \tau \frac{dV(t)}{dt} = -V(t) + I(t) \\ V(t) := V_0 \end{cases} \quad \text{if } V(t) \geq V_1 \quad (1)$$

ここで、 $V(t)$  は時刻  $t$  における細胞の膜電位の値、 $V_0$  は細胞膜電位の初期値、 $V_1$  は閾値である。 $\tau$  は時定数を表す。

Krichmar らは小脳虫部 (Occulomotor Vermis) における 256 個のプルキンエ細胞の定性モデルを構築し、衝動性眼球運動課題をシミュレートしている [Krichmar 97]. しかし、このモデルは小脳のプルキンエ細胞の挙動を実現する上では重要な立ち位置にあるものの、他の脳部位との接続を踏まえると、小脳虫部のプルキンエ細胞に限定してモデルが構築されていることは課題である。

連絡先: 田和辻 可昌, 早稲田大学 大学院人間科学研究科, 埼玉県所沢市堀之内 135-1 フロンティアリサーチセンター 213 実験室, wats-kkoreverfay@akane.waseda.jp

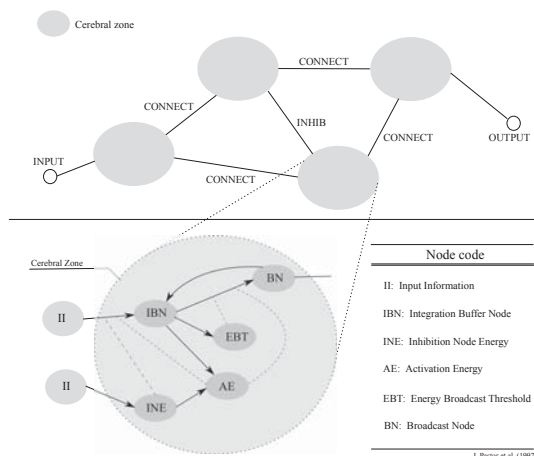


図 1: Cerebral Zone の generic モデル（下段）と構造ネットワーク（上段）（[Pastor 97] を参考に作成）

Pastor らは、大脳皮質の情報伝播モデルを構造レベルと機能・挙動レベルの二階層のレベルでモデル化した [Pastor 97]。図 1 に Pastors らの構築した二階層の大脳皮質情報伝播モデルを示す。構造レベルでは、皮質のニューロン間の興奮性結合、抑制性結合に関する解剖学的知見に基づいたネットワークが記述される（図 1 上段）。機能・挙動レベルでは、皮質ニューロンの generic なモデル（Cerebral Zone）が記述される。この generic なモデルでは、「ある閾値を超えるとニューロンが発火する」という点を表現している。具体的には、先行するニューロンから Integration Buffer Node で情報（i.e. エネルギーと情報の型）を受け取ると、Activation Energy が上昇する。この Activation Energy が Broadcast Threshold を超えると、Broadcast Node から情報が伝播し、次のニューロンに情報が送られる、というものである（図 1 下段）。この generic なモデルを構造レベルで記述した結合関係で繋げることで、皮質ネットワークを記述する。しかし、このモデルは大脳皮質における情報伝播にのみ着目しており、大脳基底核や小脳、および脊髄を介した身体との結合については述べられていない。

### 3. 定性ニューロンモデルの構造と挙動

#### 3.1 着目する構造

本研究では Pastor らの定性ニューロンに基づいて、各脳部位の結合を行う。図 2 に本研究で対象とする脳部位間の構造的結合を示す。まず、マクロのレベルでは機能（e.g. 眼球運動制御など）に関わる脳部位の結合状態が解剖学的観点から記述される。各脳部位にはメゾのレベルとして、代表となる一つの投射ニューロンと介在ニューロンが存在しており、大脳皮質などは興奮性、黒質などは抑制性の投射ニューロンが、海馬などには抑制性の介在ニューロンが存在している。最後に、これらの代表ニューロンはすべて同一の基準で構造が与えられており、下記の式 (2)(3)(4) にしたがってエネルギーが伝播される。

$$\Delta E_{qn} = E_{xcE} + E_{nhE} \quad (2)$$

$$E_{xcE}(E_{nhE}) = \begin{cases} 1(-1) & \text{if IE is propagated} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (3)$$

$$BE = \begin{cases} 1 & \text{if } E_{qn} > Thr \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (4)$$

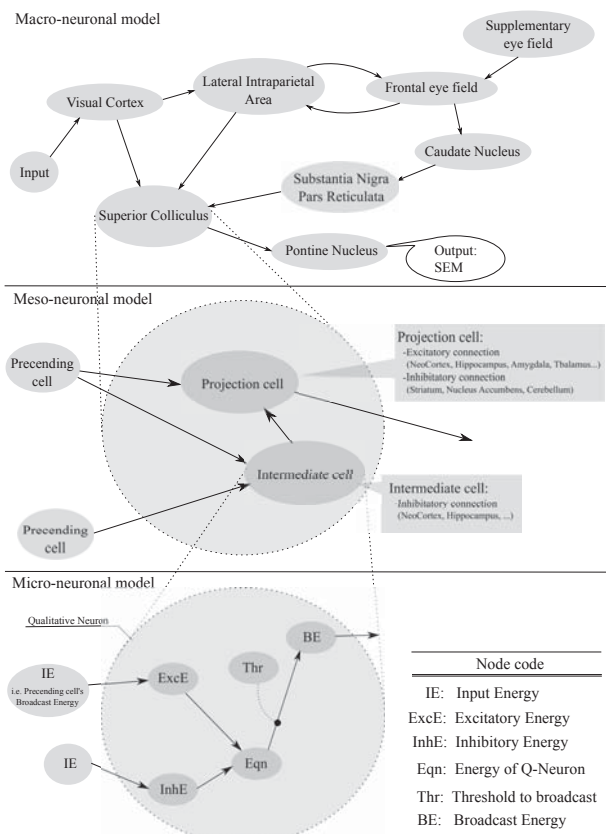


図 2: 本研究で対象とする脳部位の構造的ネットワーク。メゾレベルでは各部位に代表となる投射ニューロンと介在ニューロンが存在し、それらはマクロレベルにおいて統一的な定性ニューロンモデルとして記述される。

まず先行する代表ニューロンから興奮性（ExcE:Excitatory Energy）あるいは抑制性（InhE:Inhibitory Energy）の入力を樹状突起で受け取り、時間に関して積和を取る（Eqn:Energy of Q-Neuron）。この積和されたエネルギーがその代表ニューロン内で規定された閾値（Thr:Threshold to Broadcast）を超えることによって出力（BE:Broadcast Energy）される。

#### 3.2 挙動シミュレーション

前小節で構築した定性ニューロンモデルを Stella Architect(Ver.1.1.2)\*1において実装した。実装した様子を図 3 に示す。Stella Architect では、図中央に表される長方形（ここでは、generic q-neuron）である「ストック」で変数量を、ストックに付随する「フロー」（ここでは、excitatory, inhibitory, broadcasting）によって変数の単位時刻あたりの入出力量を表現する。両端のフローはそれぞれ興奮性（ExcE）の入力、抑制性（InhE）の入力を表している。また、ストックにある変数量を energy of q-neuron（= Eqn）に格納し、閾値である threshold（= Thr）と毎ステップ比較する。この閾値を超えると、broadcasting のフローからそのときの energy of q-neuron の値が broadcast energy として流出する。

今、ステップ 1 からステップ 50 までステップ関数で持続的な興奮性（ExcE）の入力を、ステップ 20 からステップ 31 までステップ関数で持続的な抑制性（InhE）の入力を与えたときの定性ニューロンの挙動を図 4 に示す。尚、この定性ニューロンの閾値は 5 で

\*1 <https://www.iseesystems.com>

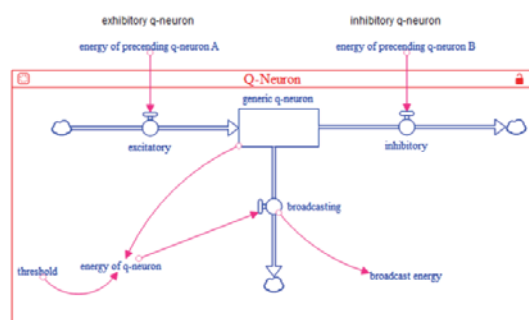


図 3: 実装した定性ニューロンモデル

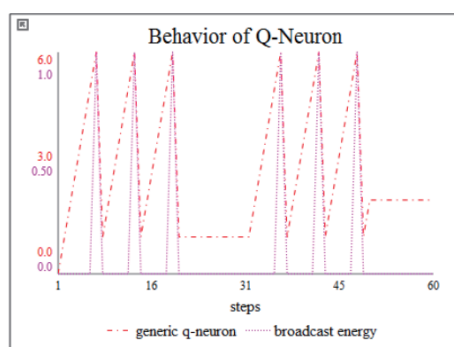


図 4: 興奮性・抑制性入力を与えたときの定性ニューロンの挙動

設定している。図の横軸はステップ数、縦軸はエネルギーの定性的な大きさを表しており、グラフにおける赤の点破線は定性ニューロンが有しているエネルギー、青い点線は定性ニューロンが伝播したエネルギーをそれぞれ表している。グラフから、一定の周期で定性ニューロンがエネルギーを伝播（活動）していることがわかる。また、抑制性の入力があるステップ 20 からステップ 31 ではエネルギー伝播がなく、定性ニューロンが抑制されていることも表現されている。この抑制性の入力がないと、また定性ニューロンは一定の周期でエネルギーを伝播する。これは入力が続くステップ 50 まで続き、興奮性の入力がないとエネルギーを伝播しないことが分かる。

## 4. 定性ニューロンによる SEM の挙動

本節では前節で構築した定性ニューロンを繋ぎ合わせることで、SEM の挙動を表現できるかを検証する。具体的には SEM の制御に関わる橋網様体の活動をシミュレーションにより観察する。

### 4.1 SEM に関わる神経基盤

SEM の形成には、大脳皮質、大脳基底核、脳幹がそれぞれ関与し、大脳皮質では視覚皮質・LIP 野・前頭眼野・補足眼野、大脳基底核では尾状核・黒質網様部、脳幹では上丘・橋網様体が関わっていることが知られている [Goldberg 14]。

図 5 は Stella Architect を用いて実装した、SEM に関わる神経基盤である。まず、各脳部位として前節で構築した定性ニューロンをそれぞれ実装した。次に、各脳部位の構造的結合を先行研究 [Goldberg 14] にしたがって実装した。それぞれの各脳部位のうち、尾状核から黒質網様部、黒質網様部から上丘への結合は抑制性の結合である。具体的には、これらの先行

部位における BE (Broadcast energy) の値は、後結合部位の InhE (Inhibitory Energy) へと受け渡される。また、これらの部位のうち視覚皮質は情報の入力の起点であるとし、図 5 右上部に記すように、ステップ 1 からステップ関数で興奮性の入力を与えた。

彦坂によると、大脳基底核のうち黒質では高頻度の自発活動があることが知られている [彦坂 95]。そこで、図 5 左部に示すとおり、黒質網様部において高頻度の自発活動が行われるように、絶えず興奮性の入力を与え、かつ黒質の閾値 (Thr) を他の脳部位と比べて小さいものとした。ただし、この興奮性の入力他は他の脳部位から受け取っているものではなく、自発活動を本研究における定性ニューロンの枠組みで記述するために与えている。

### 4.2 橋網様体の活動シミュレーション

各脳部位の閾値 Thr をそれぞれ調整し、橋網様体の活動のパターンを観察した。閾値の調整に関しては、大脳皮質（視覚皮質／LIP 野／前頭眼野／補足眼野）における閾値をそれぞれ 5 に設定し、これより他の脳部位の閾値を高く、あるいは低く設定することを試みた。ただし、高頻度の自発発火を表現するため、黒質網様部の閾値は大脳皮質の各脳部位の閾値よりも低いと仮定した。シミュレーションは 10000 ステップ実行した。図 6 は、黒質網様部の閾値と上丘の閾値の定性的な大小関係によって、橋網様体の活動がどのように変化するかを表したものである。ここでは、尾状核の閾値と大脳皮質の閾値は定性的に等しいものとしている。

各図の縦軸は橋網様体から伝播されるエネルギーの大きさを、横軸はステップ数を表している。この結果から、黒質網様体の閾値が上丘の閾値よりも高いと橋網様体からはエネルギーが伝播されないことが分かる。これは言い換えれば、上丘の閾値が高すぎると、視覚情報の入力があったとしても、SEM を引き起こさないことになる。一方で、黒質網様体の閾値が高いとき—特に黒質網様体の閾値が 2 で、上丘の閾値が 1 のときが顕著であるが—橋網様部で瞬間的な高頻度の発火が起こることが観察される。すなわち、大脳皮質の閾値 > 黒質網様部の閾値 > 上丘の閾値が成り立つことが期待される。

先行研究によると、リスザルにおいて SEM が起こる際は橋網様体においてバースト発火が起こることが示唆されている [Strassman 86]。このことから、定性ニューロンから構成された SEM に関する構造ネットワークモデルは、SEM 制御に関する現象に対して表現力を有していることが示唆される。

## 5. まとめと今後の課題

人間の認知機能に対する脳の構造的基盤からの理解を志向して、先行研究に基づき脳の域的な情報伝播を表現するための定性ニューロンモデルを提案した。この上で、衝動性眼球運動 (SEM) に関わる脳の構造ネットワークを定性ニューロンの結合によって実装した。シミュレーションにおいて、SEM の制御に関わると考えられる橋網様体の発火パターンを調査した結果、ある閾値に関する条件下で、解剖学的知見と一致する橋網様部でのバースト発火が確認された。このことから、定性的なニューロンの挙動記述であっても SEM 制御に関する現象を表現する能力があることが示唆された。今後は、新奇性が高い、あるいは予測と違った刺激に目を向ける、という現象を説明するために、定性ニューロンを用いて新奇性の検出に関する神経基盤や予測誤差に関わる神経基盤との結合を検討する。

本研究で構築した定性モデルは、モデル実装の点から定量的な情報に依存しているという重要な課題があり、この点では



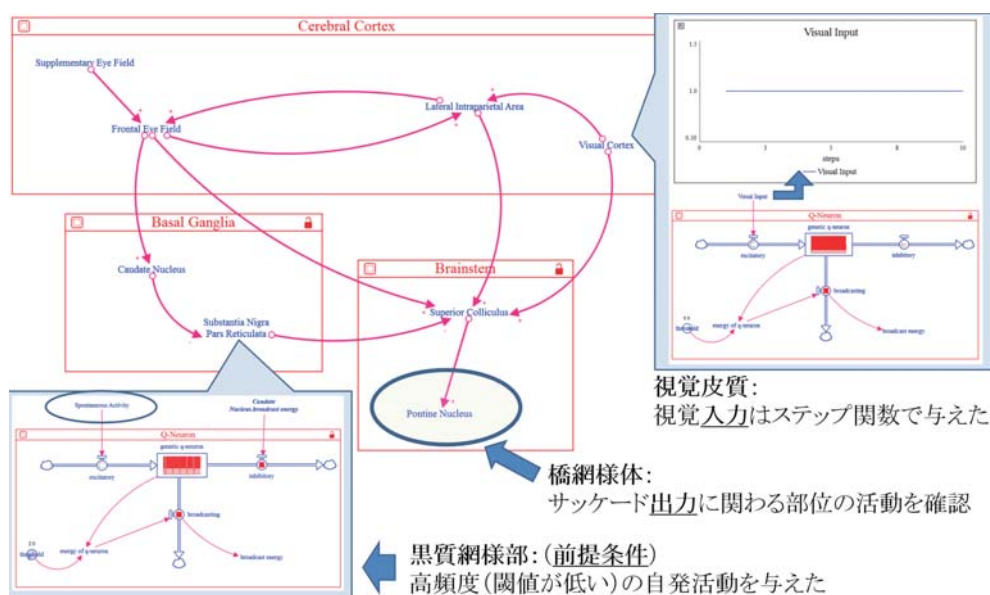


図 5: 実装した衝動性眼球運動に関わる構造的ネットワーク。各脳部位には 4 節で構築した定性ニューロンが実装されている。

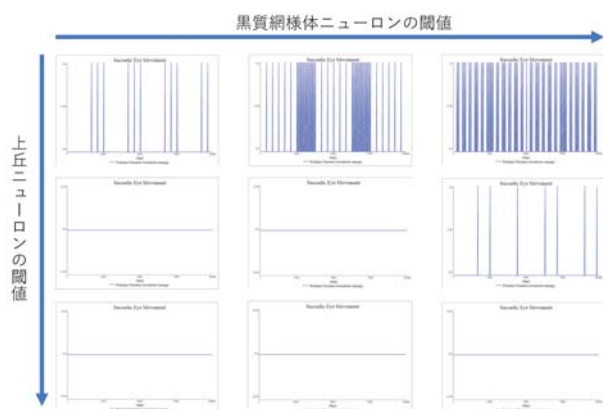


図 6: 黒質網様部の閾値と上丘の閾値の定性的大小関係による橋網様体の活動パターンの変化。閾値はそれぞれ 1, 2, 3 の組み合わせ。

integrated-and-fire モデルで得られる結果と同様であると考えられる。神経科学者は、「黒質から上丘への抑制は持続的にはたらいいて、サッケードの発現をひとまず抑えておく。尾状核から黒質への抑制は普段は働かない。しかし、尾状核が大腦皮質からの記憶や予測に関係する信号を受けて活動すると、それによって黒質が抑制されて、上丘のサッケード機構を準備OKの状態にする。」[彦坂 95] といったように、系の挙動に関する定性的な因果関係で脳の伝播機序およびその機能を理解する。今後は神経情報伝播における変数間の変化に関わる因果伝播、すなわち解の生成過程を説明する定性的記述方式を検討する必要がある。

## 参考文献

[銅谷 12] 銅谷賢治: ニューロンのダイナミクスと数理モデル, 銅谷賢治他 (編), 脳の情報表現: ニューロン・ネットワーク

ク・数理モデル, 朝倉書店, pp.9-14 (2012)

[西田 93] 西田豊明: 定性推論の諸相, 共立出版 (1993)

[彦坂 95] 彦坂興秀: 随意運動における大脳基底核の役割, 順天堂医学, Vol.42, No.2, pp.186-194 (1995)

[Goldberg 14] M.E. Goldberg, M.E. Walker (田中真樹, 松嶋藻乃訳): 視線の制御, E.R. Kandel et al.(eds), カンデル神経科学 Fifth Edition, メディカル・サイエンス・インターナショナル (2014)

[Krichmar 97] J.L. Krichmar, G. A. Ascoli, L. Hunter & J.L. Olds: A Model of Cerebellar Saccadic Motor Learning Using Qualitative Reasoning, *Proceedings of International Work-Conference on Artificial Neural Networks*, LNCS Vol. 1240, pp.133-145 (1997)

[Pastor 97] J. Pastor, L. Travé-Massuyès, J-F. Démonet, B. Doyon & P. Celsis: BioCaen - A causal qualitative network for cerebral information propagation modeling, *Proceedings of the 11th International Workshop on Qualitative Reasoning*, Vol.1036, pp.305-315 (1997)

[Pessoa 14] L. Pessoa: Understanding brain networks and brain organization, *Physics of Life Reviews*, Vol.11, No.3, pp.400-435 (2014)

[Sporns 04] O. Sporns, D.R. Chialvo, M. Kaiser & C.C. Hilgetag: Organization, development and function of complex brain networks, *Trends in Cognitive Sciences*, Vol.8, No.9, pp.418-425 (2004)

[Strassman 86] A. Strassman, S.M. Highstein & R.A. McCrea: Anatomy and Physiology of Saccadic Burst Neurons in the Alert Squirrel Monkey. I. Excitatory Burst Neurons, *The Journal of Comparative Neurology*, Vol.249, pp.337-357 (1986)