

小脳の計算機構

～小脳が体を制御する仕組み～

理論

1. 概要

小脳は構造が比較的単純で古くから研究が行われてきたため脳の他の部位に比べればわかっていることが多いです。小脳は脳全体の10%程度の容積しかありませんが**脳全体の神経細胞の約8割が存在します**。小脳の役割としては平衡調節，姿勢制御，**随意運動制御**などが挙げられます。ここではその小脳の計算機構の理論について紹介します。

2. 小脳の構造

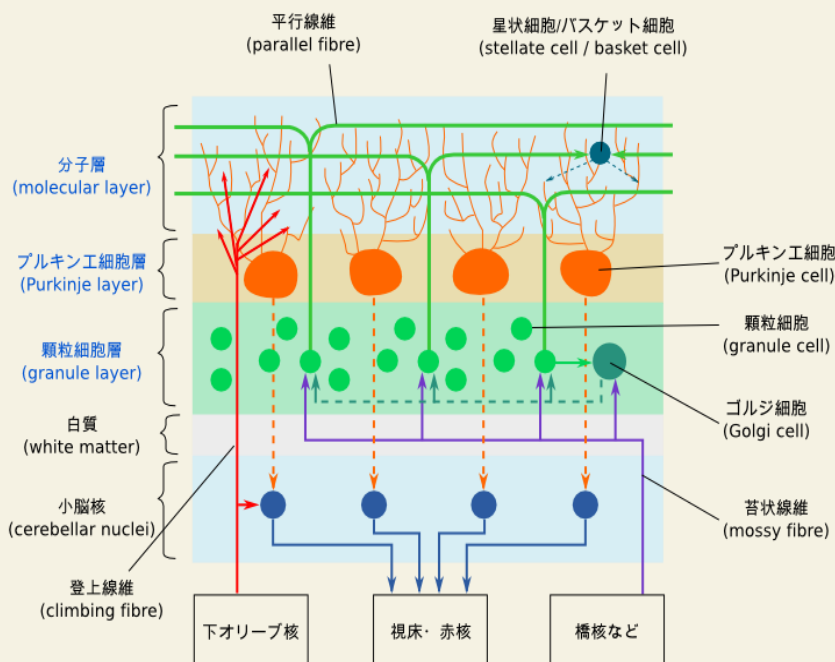
小脳の構造は下図のようになっています。中でも以下の2つの部位が重要な役割を果たしています。

・ 顆粒細胞層

主に多数の顆粒細胞とゴルジ細胞からなり，顆粒細胞同士はゴルジ細胞を介して互いに発火を抑制しあっています。

・ プルキンエ細胞層

主にプルキンエ細胞からなり，顆粒細胞層からの入力を受けて運動などに必要な信号を出力します。



出典： <http://kazoo04.hatenablog.com/entry/2015/12/23/120000>

3. 内部モデル

現在小脳は「**内部モデル**」と呼ばれる，外界の仕組みを脳内で高速かつ高精度にシミュレーションできる神経機構を保有していると考えられています。

60年代までには小脳の回路構造は実験的に全て明らかにされましたが，実際にどのような計算が行われ，内部モデルを実現する高度な計算機構が小脳に実装されているのかについては分かりませんでした。

その後，MarrとAlbusが小脳の回路はパーセプトロンと呼ばれる人工ニューラルネットワークと等価であると提唱しました(**小脳パーセプトロン仮説**)。これによって小脳が学習機械であるという理論的枠組みが与えられました。

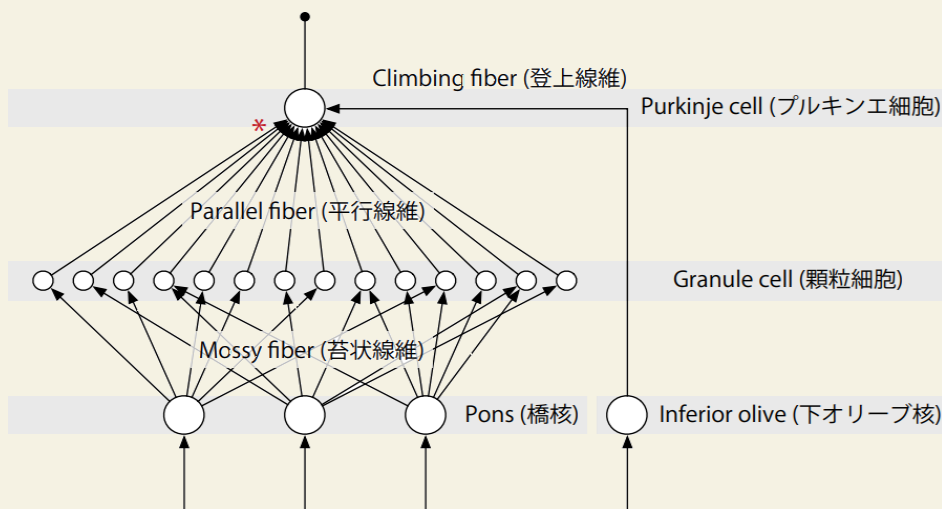
4. Marrの小脳理論

Marrは主に以下のことを主張しました。

「苔状線維入力が運動の文脈信号を提供し、その信号は顆粒細胞で**スパース符号化**されて平行線維入力となる。一方、登上線維入力は大脳からの運動司令の教師信号を提供する。そして、プルキンエ細胞が平行線維入力と登上線維入力を受け取り、分子層で**シナプス可塑性に基づく教師あり学習**が生じる。」

5. 小脳パーセプトロン仮説

ここまでの議論から小脳を下図のような**パーセプトロン**と捉えることができます。



出典： https://www.sskn.gr.jp/MAINSITE/event/2017/20171026-sci/lecture-02/SSKEN_sci2017_YamazakiTadashi_presentation.pdf

6. パーセプトロンからLSMへ

・ ゴルジ細胞と顆粒細胞の関わり

PellioniszとSzentagothaiは顆粒層の細胞数・細胞比・配置・結合を再現し、外部刺激に対して細胞の発火がネットワーク内でどのようにして時空間的に広がるのかを計算機シミュレーションによって解析しました。その結果**ゴルジ細胞による抑制の効果で顆粒細胞の発火の分布はスパースになりました。**

・ 静的なモデルから動的なモデルへ

Fujitaは「顆粒層は入力信号をより高次元の空間に埋め込んで弁別しやすくするだけのモデル(分散表現器)ではなく、**時間情報も含む動的なモデル**で考えるべきだ。」と主張しました。

・ LSM

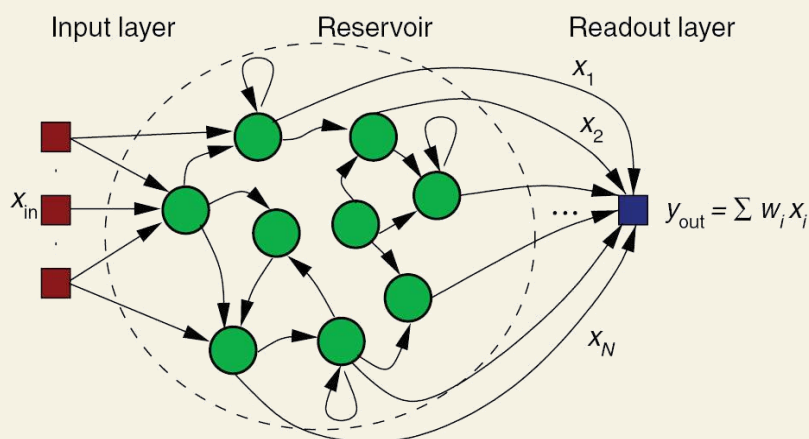
YamazakiとTanakaは顆粒層の時々刻々と変化する発火パターンは苔状線維刺激の時空間パターンを超多次元に写像し直したものだと考え、**顆粒層をLSMと呼ばれる人工ニューラルネットにおけるリザーバーに対応づけました。**これは静的なスパース分散表現器としての機能を時間方向に拡張したものとも言い換えることができ、小脳パーセプトロン仮説の拡張となっています。

7. LSMとは

液体(liquidまたはreservoir)に複数の石を投げ込むとします。すると波紋が広がります。この波紋は入力である石の大きさや重さ、投げ込む順番を反映しています。よってこのとき**液体は入力系列を波紋という空間パターンに変化させる**役割を担っています。そしてこの波紋の様子を読み取って何らかのタスクをこなす学習器(Readout層)を構築すれば入力系列に応じた処理が可能となります。

実際のLSMでは液体の代わりに**生物学的に妥当なスパイクングニューロンモデルの再帰的ネットワーク**(下图)を用います。

また、LSMの利点としてReadout層の学習だけを行えば良いため、**学習にかかる時間が短い**ということが挙げられます。



出典 : <https://julien-vitay.net/project/reservoircomputing/>

8. 原論文 (Yamazaki et al.) の数理モデル

小脳のネットワークを関数 $f: (\mathbb{B}^K, \mathbb{N}) \rightarrow \mathbb{B}^M$ を学習する学習器としてモデリングします。ただし \mathbb{N} は時間を表す自然数の集合, $\mathbb{B} \equiv \{0, 1\}$ とし, K と M は自然数とします。

・顆粒細胞層(reservoir)

顆粒層は苔状線維からの静的な入力 $x \in \mathbb{B}^K$ を受け取り時間 $t \in \mathbb{N}$ の情報を含む $z(t)$ を出力するシステムと考えます。ただし $z(t) \in \mathbb{R}_{\geq 0}^N$ であり, $z(t)$ は N 個の顆粒細胞の発火頻度を表します。また $z(t)$ は過去の z の値にも依存します。

・プルキンエ細胞層(readout)

プルキンエ細胞層は顆粒細胞層の出力 $z(t)$ を受け取り, $r(t) \in \mathbb{R}_{\geq 0}^M$ を出力します。ここで, $r_i(t)$ は

$$r_i(t) = \sum_{j=1}^N J_{ij} z_j(t)$$

と計算されます。ただし $J_{ij} \in \mathbb{B}$ で, j 番目の顆粒細胞と i 番目のプルキンエ細胞の間にシナプス結合が存在しない場合 $J_{ij} = 0$, 存在する場合 $J_{ij} = 1$ となります。

・小脳核

小脳核はプルキンエ細胞層の出力 $r(t)$ を受け取り小脳の最終的な出力である $\hat{o}(t)$ を出力します。ここで

$$\hat{o}_i(t) = \theta[1 - r_i(t) - \theta]$$

と計算されます。ただし $\theta[\cdot]$ はステップ関数で

$$\theta[x] = \begin{cases} 1 & (x \geq 0) \\ 0 & (o.w.) \end{cases}$$

であり、引数中の θ は閾値の定数で、1 は苔状線維からの興奮性の入力を表します。

☆学習の方法

$o(t)$ を理想的な出力とし、 $e(t) = o(t)$ という教師信号が下オリーブ核から登上線維を介してプルキンエ細胞に伝わります。それに応じて

$$J_{ij} = \begin{cases} 0 & (z_j(t) > 0 \wedge e_i(t) = 1) \\ 1 & (o.w.) \end{cases}$$

というシナプス可塑性に基づく学習が起こります。

【参考】 $z(t)$ の計算方法

第 i 成分は $z_i(t) = \max(0, u_i(t))$ と計算されます。

ただし、

$$u_i(t) = I_i(x(t)) - \sum_{j=1}^N \omega_{ij} \sum_{s=1}^t \exp(-(t-s)/\tau) z_j(s-1)$$

τ : 過去の顆粒細胞の状態の影響を調節する正定数

ω_{ij} : 顆粒細胞 j の i に対する抑制の度合いを表す

非負定数, ランダムに設定される

I_i : 苔状線維を介した顆粒細胞への入力

$$I_i = \frac{\sum_j Q_{ij} x_j}{\sum_j x_j}$$

$$\Pr(Q_{ij} = 1/4) = 4/K, \quad \Pr(Q_{ij} = 0) = 1 - 4/K$$

であり、これは顆粒細胞がランダムに平均して4本の苔状線維入力を受け取ることを表します(K は苔状線維全体の本数)。

参考文献

- [1] “小脳のモデル”. <http://kazoo04.hatenablog.com/entry/2015/12/23/120000>, (参照 2020-3-24).
- [2] 田中剛平, リザーバーコンピューティングの概念と最近の動向, 電子情報通信学会誌, 2019, vol. 102, no.2, p.108-113.
- [3] Tadashi Yamazaki; Shigeru Tanaka, The cerebellum as a liquid state machine, Neural Networks, 2007, vol. 20, p.290-297
- [4] 山崎匡, 現代の小脳パーセプトロン仮説, 日本神経回路学会誌, 2011, vol. 18, no. 1, p.22-30.
- [5] 川人光男, “マーの小脳理論”.
<https://bsd.neuroinf.jp/wiki/%E3%83%9E%E3%83%BC%E3%81%AE%E5%B0%8F%E8%84%B3%E7%90%86%E8%AB%96>,
(参照 2020-3-24).