

神経回路網の情報処理 (第I報)

—回路構成と機能—

遠藤 秀治

福岡教育大学電気工学教室
(1978年8月31日 受理)

Information Processing in the Nerve Nets (Part I)

—Structure and Function—

Shuji ENDŌ

Department of Technology, Fukuoka University of Education

Abstract

The nervous system, such as the representation of a human brain, is a high order information processing system. We take an interest in the information conversion, transmission and processing in this system from the engineering point of view. Although there are numerous unknown problems of this system, the structure of it has been revealed little by little as to neuron connections and the neuronal control circuits of preserving a posture. Recently the reports dealing with these problems are tend to increase gradually.

Although the nervous system is very large system, this system consists of the nerve nets operating on some basic logics obtained by a life evolution.

Therefore an approach to the nervous system must start to make many models of it. Consequently it is necessary to investigate them in detail and consider them from the possible points of view. Through this way, we are able to analyze a life system and apply it to an engineering field. We will take the position such as a structural method is used for this research.

In this report the structure of nerve nets is described and also it is considered that how operations exist in this system; the nervous system. Arranging the nerve nets, it will be easy to explain the functions of the nervous system.

1. ま え が き

人間の脳に代表される生体神経系は高度な情報処理システムであり、この生体の情報の変換、伝達、処理等には工学的見地から眺めても極めて興味ある特徴をもつ。しかしながら生体神経系に関してまだ不明な点も多い。近年の神経生理学、解剖学等の技術によってそれでも中枢神経系の明らかになった点も少なくはない。²⁾¹⁸⁾特に小脳皮質における神経細胞の接続様式と運動制御系に寄与する役割については報告も増加している。⁵⁾¹²⁾¹⁵⁾²⁵⁾

複雑でかつ巨大な情報処理システムである神経系と言えども、いくつかの論理から成り立ちまたそれらの機能実現のために特有な神経回路構成を保持するものである。すなわち生物進化の過程により得られた論理と構成である。従って生体系を工学的立場からの接近を試みるためには、種々のモデルを作りこのモデルを詳細に調べることにより生体の解明、工学領域への応用を考える構成的方法による場合が多い。¹⁶⁾¹⁸⁾当報告もこの立場を取るものであり、

第 I 報においては、神経系のもつ神経細胞間の接続様式（回路構成）について整理し、それがどのように機能するか、を記述するものである。

2. 神経系の情報処理様式

神経系は、良く知られている様に最小基本単位である神経細胞（neuron, ニューロン）より成り立っている。またニューロンが大きな空間的な拡がりをもつと同時に、多数個のニューロン連鎖が複雑にからみ合い、階層構造を形成している。従ってまずニューロン単位の持つ情報処理様式から詳しく調べる。

<2-1> 神経細胞レベル^{10)~12)18)}

神経細胞（ニューロンと印す）は Fig. 1 に示す通り3つの基本的要素から成り立っている。第1には、外界からの刺激としての情報を受け入れ、アナログ的な電気信号に変換する受容部分である。この働きには、ニューロンの樹状突起（dendrite）と細胞体自身（cell body, soma）がこれに当る。このアナログ信号は細胞体において、樹状突起および細胞体に他のニューロンより来る入力信号をシナプス（synapse）を介して時間的・空間的に加重されデジタルなインパルス系列にこれを変換する。

第2には、信号伝達経路の軸索（axon）の部分である。ここでは、発生したインパルス系

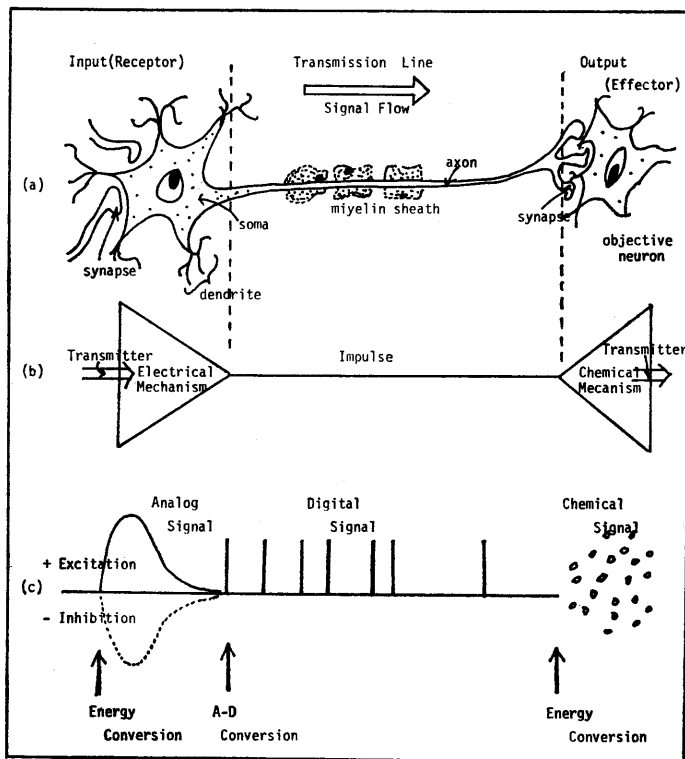


Fig. 1 Information processing in the neuron level, (a) neuron model and their terms, (b) the conversion mechanisms and (c) the signal form of neuron.

列を不減衰的に伝える伝達部分でデジタル信号が忠実に伝わる場所である。軸索には髄鞘 (myelin sheath) と称するさやを持つ有髄神経線維とさやをもたない無髄神経線維という二種類があり信号の伝導速度が異なり、前者が後者に比べてはるかに早く伝わる。

第 3 には、ニューロンの出力部分であり軸索の終末、シナプスの部分である。ここではシナプス小胞と呼ばれる化学物質を多く含んだものがあり、インパルス信号によりこの化学物質を分泌し、情報を化学物質の種類と量に託する。

以上見て来た様にニューロンにおいては情報が電氣的・化学的に変換されて伝達、処理することがわかる。故に見方を変えるとニューロンには、アナログ的な入力信号をデジタル的な信号に変換する、A-D 変換回路としての機能と、シナプス小胞への入力信号に対する軸索起始部から発生するスパイク電位 (インパルス系列) の出力信号を考えるときの周波数変換回路としての機能を持つことがわかる。そしてニューロンには普通 S 字形特性曲線の飽和特性を持つ入出力特性である。

さて、これらニューロンが複雑に接続し、巨大な階層構造のシステムである神経回路網—神経系の持つ情報処理について述べる。

<2-2> 神経回路網レベル¹⁶⁾¹⁹⁾²¹⁾

ニューロンの接続が三次元的に拡がり、時間的な含みをもつ生体神経系の情報処理には次の様な特徴をもつことが知られている。

① 感覚受容部のレベルから中枢神経系への経路、そして中枢から効果器 (筋肉や分泌腺) への神経回路網は全て並列に伝達、処理されている。例えば、視細胞から大脳中枢—視覚領に向かう視神経は 1:1 の対応でなく、神経核を形成しながら並列的に情報が送られる。しかも各視神経の伝達速度は異なる。従って神経回路網は三次元の時空間回路であると考えられる。

② 電子計算機の情報処理様式のような一つの決定アルゴリズムに従う論理的情報処理系ではない。また一カ所の障害により全体が狂ってしまうというようなことはない。従って決定的というよりはむしろ確率的な処理方法をもっていると考えられる。

③ 神経系の働きは常に一定ではなく、学習機能や自己組織化の機能をもつ、一方刺激に対してしだいに応答が低下する現象の順応や疲労という側面をもつ。

④ 神経系は、興奮 (excitation) と抑制 (inhibition) の二つの働きで行なわれており、この二つの状態を得るまでのアナログ的な機構と二値論理としてのデジタル信号を考えるとデジタル形体をもつアナログ演算にて情報が処理されている。

⑤ 一つの入力情報から他の情報を連想、想起する能力、あるいは多くの情報から一つの因子を抽出する能力をもつ。また条件反射にみられる様に分化、汎化といった現象、そしてまたパターン認識の優れた能力で示される認識機構を持つ。

以上の他にも生体神経系の持つ独特な性質はいくつか見られるであろう。

3. 神経系の回路構成

ニューロンが互いにシナプスを介して大規模な回路網を形成する神経系には以下にまとめるような接続様式をもつものである。²⁾⁸⁾¹⁶⁾

<3-1> 基本接続

ニューロンがシナプスを介して接続する形態には Fig. 2 に示す通り三種類が見い出され

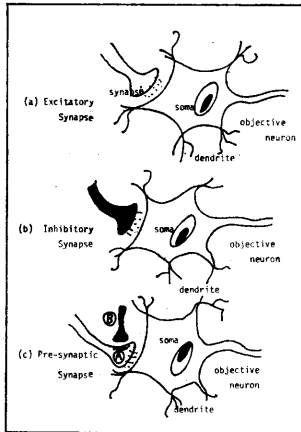


Fig. 2 Basic synaptic connection, (a) excitatory synapse, (b) inhibitory synapse and (c) pre-synaptic inhibition; namely B synapse inhibits A synapse. Of course synapses connect not only soma and also dendrite.

ている。第1には、(a)の興奮性シナプス結合であり、樹状突起や細胞体に接続して興奮性の化学伝達物質を放出するものである。この化学物質により接続するニューロンは活性化し、興奮しやすい状態か、あるいは興奮状態になりインパルスを放射する。第2には、(b)に示す抑制性シナプス結合である。これは(a)とは逆に抑制の化学伝達物質を放出し、ニューロンが興奮する状態をおさえる特性をもつものである。なお、(a)の作用と(b)の作用は、空間的、時間的に代数和として加重されるものである。最後に示す形態は、(c)のように示す通りシナプスに別のシナプスが接続するものである。これは④からの興奮性シナプスによって遊離される伝達物質の放出を、⑤のシナプスにより抑制しその結果として興

奮性シナプスの作用を減弱するものであって、シナプス前抑制性結合と呼ばれる。

以上のシナプス接続に見られる様にニューロン機能の分化は、Daleの法則に基づくものであり一つのニューロンは一種類の化学伝達物質しか生産しないと言われている。

次にニューロンが多数接続する神経回路網には、大別して連鎖接続回路と閉回路とに分けることができるので、順を追って記述する。

<3-2> 連鎖回路

①二個の連鎖；二つのニューロンが連なり合うニューロン連鎖には、興奮性か抑制性の二通りしかない。興奮性シナプスのみで回路を構成するものとしては、感覚—運動系において情報を伝達、処理する脊髄に存在する。これは膝蓋腱反射と呼ばれるもので Fig. 3 に示す通りである。腱を叩くことにより筋肉中の筋紡錘からの情報が Ia 群求心性線維を通じて脊髄の後側からの運動ニューロンに接続し、ただちに筋を収縮させるループを形成している。これは興奮性ニューロンにより筋の長さを一定に保つ一種のサーボ機構であり伸展反射回路、または単シナプス脊髄反射回路という。一方、抑制性シナプスのみをもつ単シナプス反射は存在しない。何故ならば抑制性シナプスのみによる制御を受けるニューロンは出力を全く生じないことになるためである。

②三個の連鎖；三個のニューロン連鎖回路には Fig. 4 に示す通り四つの接続様式が考えられる。(a)は、興奮性ニューロンから興奮性ニューロンに接続し目的のニューロンにシナプス結合するもので複シナプス性興奮と呼ばれる。代表的な存在場所としては痛み刺激に対する手足の引っ込み反射を支配する脊髄内に見られる。(b)は、複シナプス性抑制と呼ばれる接続様式で、目的のニューロンに抑制を施すものであり脊髄内に(a)と同様みられる。(c)は、目的ニューロンを興奮させる興奮性ニューロンを抑制する接続でありこの抑制性ニューロンの活動により興奮をおおさえる効果をもつ。これは脱促進通と言われる接続で、単独には存在しないが、多くのニューロン連鎖の一部には見られる。最後には(d)の様式があ

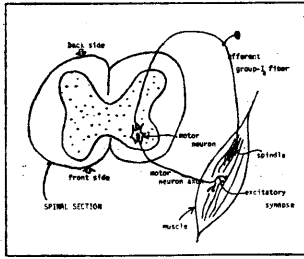


Fig. 3 Mono-synaptic reflex circuit, stretch reflex circuit, the afferent group Ia fibers from the muscle spindle connect a motoneuron in the spine and directly the neuron sends the excitatory synapse to muscle.

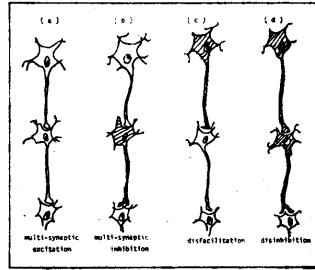


Fig. 4 Three neurons chain circuit, (a) multi-synaptic excitation, (b) multi-synaptic inhibition, (c) disfacilitation and (d) disinhibition. White neuron is excitatory and black represents inhibitory neuron.

り脱抑制と言われる。抑制性ニューロンの機能がある種の否定活動と考えれば、この接続方式は二重否定の構成となる。余り見出しされておらずわずかに小脳皮質内のバスケット細胞とプルキンエ細胞の接続形態がこれに当たる。

③ 1 : n 連鎖；一つのニューロン軸索がいくつかに分枝し多数のニューロン（今これを n 個とする）に接続する場合がある。これを発散 (divergence) という。この発散の形態にも一つのニューロン軸索が興奮性ニューロンと抑制性ニューロンの相反するニューロンに分枝する相反性結合と、一種類の多数ニューロン群に同じ作用の影響を及ぼすび慢性結合とがある。前者は脊髄による四肢の運動系神経回路にみられ、後者は同じ作用を無差別に加える構成で上位中枢神経によくみられる。これらの様子を Fig. 5 に表わしてある。

④ n : 1 連鎖；一つのニューロンが複数個のニューロンからシナプス結合を受ける連鎖回路の状態を収束 (収斂, convergence) という。これは一個一個のニューロンからの効果は極めて微弱な影響しかもたないが、多数個のシナプス活動が重畳するとシナプス後のニューロンは興奮状態に容易に陥りやすくなる結合状態である。このことから例えば今二個のニューロンが一つのニューロンに収束する場合を考えると、収束を受けるニューロンの閾値により、二つのニューロンが同時に興奮しないと興奮しない場合には論理積としての機能、また二個のうちどちらか片方のニューロンによって収束をうけるニューロンが興奮すればこ

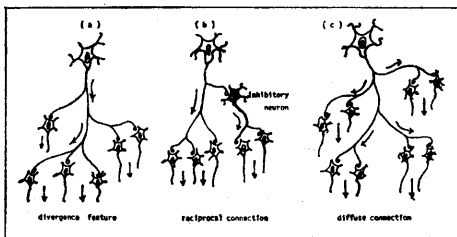


Fig. 5 1 : n neuron chain circuit, (a) normal divergence, (b) reciprocal and (c) diffuse connection. Arrow means the signal flow, and black neuron is inhibitory in the figure.

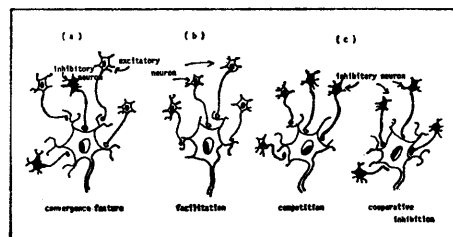


Fig. 6 n : 1 neuron chain circuit, (a) normal convergence feature, (b) facilitation, (c) competition and (d) cooperative inhibition. White neuron is excitatory and black's inhibitory.

これは論理和としての機能であって、非常に融通性のある回路構成であると考えられる。収束の形態は Fig. 6 に示す様々な種々の回路構成が考えられる。(b) は促進回路、(c) は拮抗作用の効果をもつ回路また (d) には、共同抑制として作用する回路が考えられる。なお (3) と (4) の発散及び収束のニューロン連鎖は常に同時に起きるものであり中枢神経系では良く見られる構成である。このことが生体系の特有な情報処理システムを形成するゆえんである。何故ならばこの利点として雑音信号を統計的处理で低下させ、信号対雑音比 (SN 比) の向上に役立っていると思われるからである。

⑤ 側結合；一つのニューロンからの軸索が多数分枝し他のニューロンにシナプス結合する状態が神経核のように多くのニューロン集団の中で接続する場合がある。これはニューロン集団内での近傍ニューロンに側鎖する形で側結合という。主要な形態を Fig. 7 に示す。同図 (a) に見るように近接せるニューロンに興奮性シナプスを分枝しいっせいに活動をうながす場合側促進という。これはそのニューロン群が同期した興奮を生じやすい回路構成となりカエルの運動ニューロン間やネコの視床部に見られる。一方 (b) や (c) に示す通り側結合を行なう場合に抑制性として抑制性ニューロン間に作用する場合を側抑制回路という。(c) は特に介在ニューロンとして抑制性ニューロンを通じて近接せるニューロンを抑制するものである。実際の神経系においては、相互に抑制しあう回路構成をとり相互抑制回路という。この結合は視覚、聴覚、皮膚感覚などで良く知られている。またこの相互抑制回路には順方向抑制回路と逆方向抑制回路の二種類があるが Fig. 8 にその形態を示してある。これらの相互抑制回路は視覚においては対比現象、聴覚ではいんべい効果等としての意味をもつと考えられている。

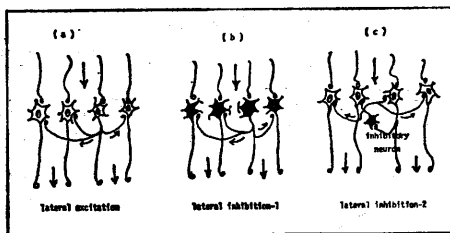


Fig. 7 Lateral connection circuit, (a) lateral excitation, (b) lateral inhibition and (c) lateral inhibition with the interposition of the inhibitory neuron.

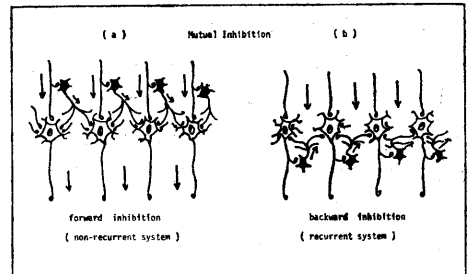


Fig. 8 Mutual inhibition circuit, the same kind of lateral inhibition, (a) forward inhibition, non-recurrent and (b) backward inhibition, recurrent type. These connections are important in the sensory organization.

<3-3> 閉回路

巨大な神経系を構成するニューロン接続には、連鎖結合のみならず閉じた回路もまた重要な意味をもつものであるが以下に二種類の回路構成について述べる。

① 多重鎖回路；複数個のニューロンが閉回路を形成するシナプス結合の回路、すなわちニューロンが他の介在ニューロンに情報を伝達する前に分枝し結合する回路には種々多く考えられるが Fig. 9 には主要な例を示してある。(a) は全てが興奮性ニューロンにて多重鎖閉回路を作り、(b) と (c) においては、介在性ニューロンに抑制性をもつ場合の例である。

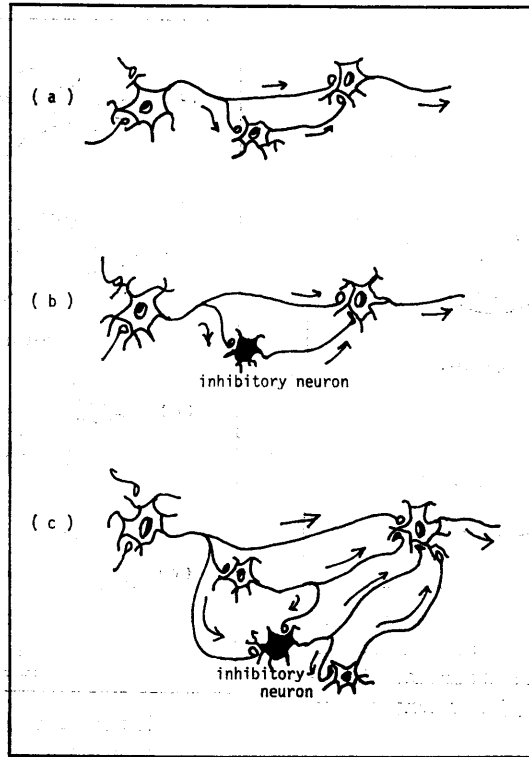


Fig. 9 Multiple neurons chain circuit, these forms the closed circuits. In this figure the principal examples of this circuit are described, arrow shows signal flow and black neuron is inhibitory.

特に (c) の様な多くの閉回路を持つ場合には、人力情報が長期に渡って持続する機能を保持する回路構成と考えることができる。

②回帰性回路；ニューロンが出力部としての軸索を他のニューロンとシナプス結合する一方再び自分自身の入力部にフィードバックする形態をとる場合、回帰性回路という。この結合には、Fig. 10 に示す自己回帰性と Fig. 11 に示す様な中継形回帰性の結合回路がある。これら回帰性回路は相互抑制回路とも関係の深いものであり中枢神経系内のいたるところで見られるものである。Fig. 10 (a) は興奮が持続する作用、(b) は興奮後ただちに静止する作用をもつことになる。Fig. 11 (a) は情報が常に巡環する回路となり反響回路とよばれ小脳と橋核の一部に見られる。(b) は脊髄内の運動ニューロンとレンショウ細胞と呼ばれる抑制性ニューロンとの結合様式であり反回制抑制回路といわれる。(c) は (b) の接続様式と相対であり抑制性ニューロンに興奮性ニューロンからの情報が回帰するタイプである。これは小脳皮質に多く見出される回路であり興奮を抑える傾向に作用する。また嗅覚の受容器からの情報を処理している嗅球にも存在していることが知られている。(d) は互いに抑制しあう接続であり小脳皮質内でのニューロン接続を構成する一つである。

以上見て来た様にニューロンは他のニューロンへと情報を伝達するに当り、軸索分枝することなく行なうことはほとんどないと言える。従ってほとんどの場合側枝を出し多数のニューロンと接続するものである。これも生体のもつ安全率の高さ、高能率性と関係のある側面だと考えられる。

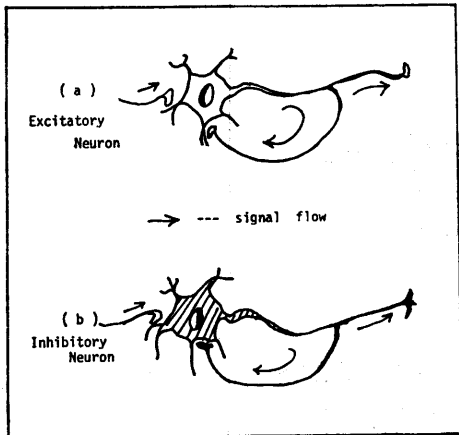


Fig. 10 Self-recurrent circuit, in this type the neuron recurrently connects the axon of itself to the input terminal, (a) excitatory and (b) inhibitory neuron respectively.

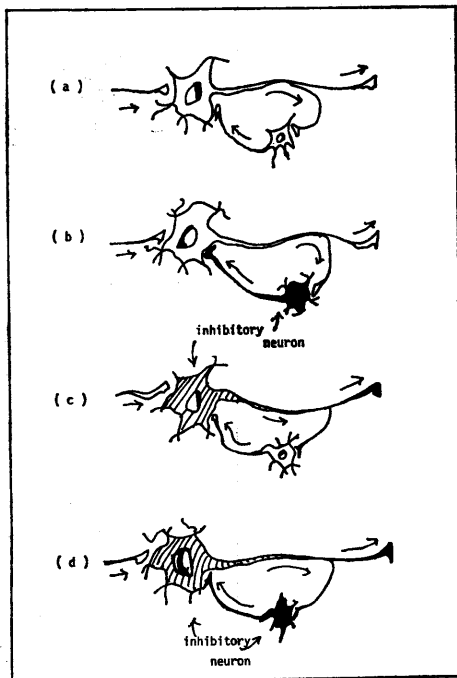


Fig. 11 Recurrent circuit with the interstitialneuron, in this type there are four circuits. Especially (a) type is termed the reverberating circuit and these connections exist numerously in the central nervous system.

4. 神経系の機能

前節で述べた回路構成がいかなる現象を説明しうるかを代表的な神経回路を用いて記述する。生体の現象は、神経系の制御の下に常に最適な行動を行なうものであり以下に述べる説明がこれらのひとつのモデルであると見なせる。⁴⁾⁷⁾⁹⁾

<4-1> 収束・発散を含む回路

多数のニューロン集団よりなる神経回路網では収束、発散のニューロン連鎖が空間的に拮がっているが、古くからこの回路網には減却と空間的促通の現象が知られている。²⁾⁸⁾ この説明を Fig. 12 を使って記述する。入力線維グループ A はニューロン集団内の α の部分に終り、一方グループ B は集団内で β に終っているとす。同時に α と β とは一部重なり合う部分 (α', β') をもつものとする。(a) に示す様に入力 A, B が充分大きく、入力 A によりニューロン集団内のニューロン $\alpha, \alpha', \alpha'', \beta'$ が興奮し、入力 B によりニューロン $\beta, \beta', \beta'', \alpha'$ の部分が興奮するとす。この時 A, B 同時に入力を与えた合には、重なり合う部分 α', β' のニューロンがあるため、入力 A, B を単独で与えた場合に興奮するニューロンの代数和よりも小さくなる。これが減却という現象である。一方 (b) に見る様に、A, B の入力線維から来る信号の強さが余り大きくなく、入力 A では α 部分のニューロンは興奮す

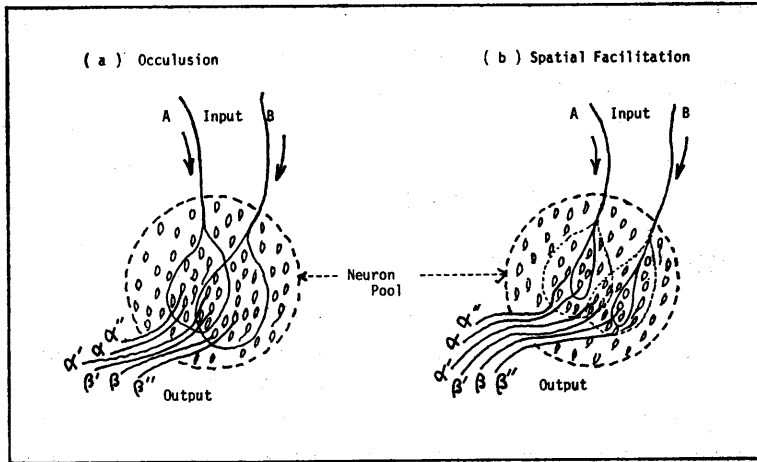


Fig. 12 Function of containing many divergence and convergence connections, the neuron pool. It is known (a) occlusion and (b) spatial facilitation. A and B are input fibers, input A ends to α neuron part and B ends β part. Additionally A and B contain the same neuron part, α' and β' .

るが α' α'' のニューロンは興奮に至らないとする。また入力 B も充分小さく β 部分のみ興奮し、 β' 、 β'' は興奮しないとする。このとき入力 A、B を同時に与えるときニューロン集団内の重複部分のニューロン α' 、 β' が空間的加重作用のため興奮するようになる。このことは入力 A、B を同時に与えた場合、単独に入力 A、B を刺激した時の効果の代数和よりも大きな興奮が得られる様になる。これが空間的促通である。以上の現象は生体システムにおいて脊髄内の運動ニューロン集団において見られるものである。

<4-2> 相互興奮性回路⁹⁾

隣接せるニューロン間に互いに興奮性結合を持つ相互興奮性回路の働きについて考えてみる。Fig. 13 (a) に示す様に互いに興奮性シナプス結合を持つ場合、ニューロン A に入力情報が加えられると A はシナプス遅延 (普通約 0.5 msec であると言われる)； τ 秒後に軸索を通じてニューロン B に入力される。するとニューロン B は τ 秒後再びニューロン A に入力することになり、ニューロン A、B 間で興奮がくり返し生じることになる。もちろん各ニ

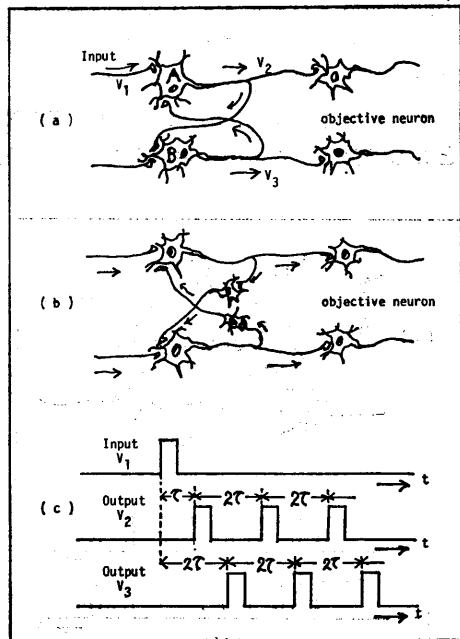


Fig. 13 Function of mutual excitatory circuit, (a) two neurons structure and (b) with the interposition neuron. (c) is input-output characteristics of (a) circuit. V_1 , V_2 , V_3 are signals and τ is synaptic delay. Especially (a) is named a reverberating circuit.

ニューロンの閾値が与えられる入力の大きさ以下の値でなければならない。このことは興奮が巡回しながらいつまでも保持されることになり反響回路と呼ばれている。このように外からの入力刺激がなくなった後も興奮結合により興奮状態が保持される機能をもつ回路と考え短期記憶のモデルと言われている。また (b) は、中継に興奮性ニューロンをもつ場合で出力には、シナプス遅延が (a) よりも大きくなる。(c) には (a) の回路構成における入出力特性を表わすパルス波形を示したものである。

<4-3> 相互抑制性回路⁽¹⁴⁾⁽¹⁷⁾⁽²²⁾⁽²⁶⁾

抑制性のニューロンが相互に接続する回路あるいは抑制性ニューロンを介在して相互に抑制しあう回路の機能としては、互いに拮抗しあう作用をもつために、前庭一眼反射や歩行運動リズムなどの交代リズム発生機構のモデルとして報告されている。前庭一眼反射は、頭部が回転しても眼球を頭部とは逆方向に回転し頭が動いても一点を注視するのに役立つ機構である。これは頭部の動きを半規管で検出し、眼球を支配するニューロンに抑制性ニューロンを通じて拮抗的に作用する様情報を送ることから説明できる。また歩行運動のような屈筋と伸筋の交代リズム活動から生じる運動も説明できる。Fig. 14 (a) に示す回路構成において、屈筋を支配するニューロンが A であり伸筋の支配をニューロン B が行なっているとす。屈筋が興奮すると A からの情報でニューロン B は抑制される。その結果として B から A への抑制が減少しますます A は強い興奮状態となる。この状態が続けば A は疲労現象を起こしニューロン B への抑制が減り A と B はバランスを回復する。それに続いて B に抑制後興奮がおこり興奮過程が B に移りニューロン A が抑制される。このくり返しによって交代リズムが発生し同図 (b) に示す様な出力波形が得られる様になる。

ところで交代リズムの発生機構をもつ神経回路は Reiss, R. F.⁽²⁶⁾ 氏により実験的に確かめ

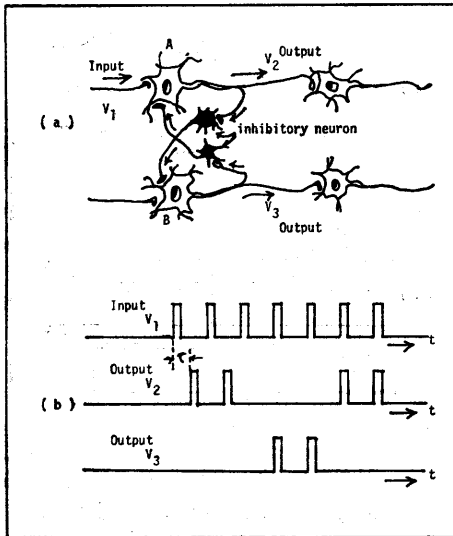


Fig. 14 Function of lateral inhibition circuit, this type has the alternating rhythm. (a) is generation circuit of alternating rhythm and (b) shows input-output feature.

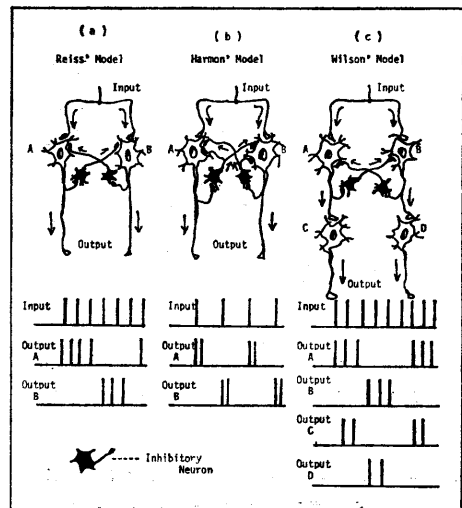


Fig. 15 Some models of generating the alternating rhythm, (a) Reiss', (b) Harmon's and Wilson's model respectively. The lower part of figure represent output of these models.

られたものであり Fig. 15 (a) に示したモデルである。この他に交代リズム発生モデルとしては、(b) の Harmon, L. D.²²⁾ 氏のモデル、および (c) の Wilson, D. M.³⁰⁾ 氏のモデルがある。これらを出力波形とともに図に示すが全て入力ニューロン A, B とともに共通となっている。しかし Reiss 氏によれば必ずしも A, B への入力が共通である必要はなく、独立であってもよいことを示している。その場合 A, B への入力インパルス頻度をそれぞれ f_A, f_B とし、A と B の出力の一交代期間にインパルスが反復してでる時間を D_A および D_B とすれば、

$$D_A/D_B = (f_A/f_B)^2$$

の関係が成立すること、すなわち独立な入力インパルス頻度が異なると出力インパルスの交代期間での反復放射時間が非対称な形となることが報告されている。なお、この相互抑制性回路による交代リズム発生は、バッタの羽のリズム運動やセミの発声機構などの説明に使用されるモデルとしての報告もある。

<4-4> 一様構造側抑制回路³⁾¹⁶⁾

ニューロン集団に一様な拡がりのニューロンがあり相互に抑制しあう回路が入力情報の変化部分で強い出力を出すメカニズムを呈することを説明する。ここでは順方向側抑制結合回路を考えることにする。今、Fig. 16 に示した様に、入力線維群のインパルス頻度を y_i とし、 z_i を出力インパルス頻度とすると、入出力間には次式が成立する。

$$z_i = y_i - \sum_{j=0}^n G_{ij} y_j$$

ただし G_{ij} は j 番目のニューロンから i 番目ニューロンへの結合の強さを表わしているとする。

回路が一様構造であり入力、出力が距離 x の関数であるとすれば、上式は次式に変形できる。

$$z(x) = y(x) - \int_{-\infty}^{\infty} G(x-x') y(x') dx'$$

ここで結合の強さ $G(x)$ を図中 (b) に表わす様な分布をもつものとする。すなわち、

$$G(x) = G_0/2x_1 \cdot \exp(-x/x_1)$$

とする。ここで G_0 : 結合の一定強さ、 x_1 :

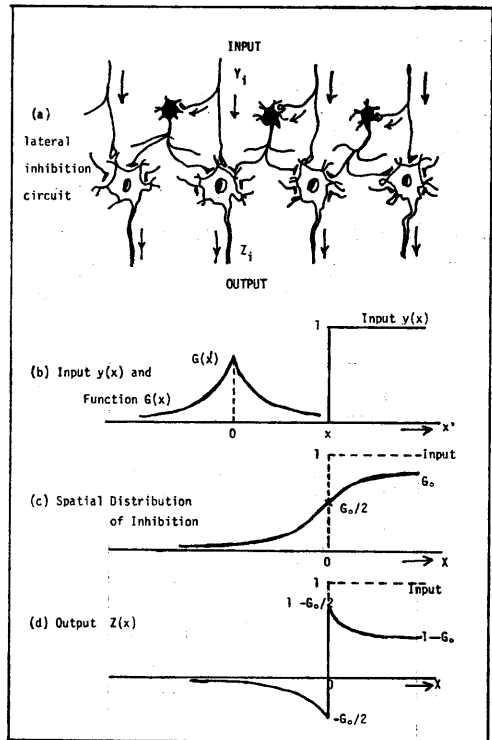


Fig. 16 Function of the uniform neuron net, this lateral inhibition circuit has the ability of edge reinforcement. Y_i and Z_i are input and output respectively in this circuit. (a) is the uniform structure circuit, (b) input $y(x)$ and function $G(x)$, (c) the spatial distribution of inhibition and (d) output $Z(x)$.

結合分布の時定数である。

このとき入力として、 $y(x) \equiv 1 (x \geq 0), y(x) \equiv 0 (x < 0)$ となる階段関数を与えるとして上式の $x(x)$ を計算し、まとめると (d) に示した様な出力波形を得る。この得られた出力と入力とから、この回路による機能として入力のエッジ部分を強調した結果となっていることがわかる。この神経回路網はカプトガニの複眼における視神経の構成に顕著である。また入力刺激の変化部分における感覚の強調効果は心理現象にも多く見られるものでありこのモデルから説明可能なものである。

<4-5> 多重鎖回路¹⁸⁾

ニューロン連鎖が閉回路を構成する主要な様式については<3-3>にて記述してあるが、ここでは、それらの回路の持つ特性について Fig. 17~Fig. 19 までの回路についてのべる。なお、図中の各ニューロンの持つシナプス遅延は同じ τ であるとする。まず Fig. 17 (a) の回路に見る様にニューロン A からの出力は C に入力するとともに軸索が分枝しニューロン B にも入力する。この B からの出力が C に空間的にも加重され、ニューロン C は重なりあう部分で大きな出力を得る。ニューロン A, B, C の各出力を V_1, V_2, V_3 としてある。(b) は入力パルス間隔が τ である場合にはニューロン B を経由して来るパルスが V_1 よりもさらに τ だけ遅れることになり、出力 V_3 は図に示す様な形となる。(c) は V_1 のパルス間隔が 3τ の時、(d) は $\tau/3$ の場合について、各出力の波形を示してある。この特性としては、入力後ある時間後に多数の出力をうる様な回路となる。

次に Fig. 18 (a) に示す、中継ニューロンが抑制性をもつ様な閉回路の場合の入一出力特性について考えてみる。(b) に示す通り V_1 出力波形がニューロン C に入力する場合、ニューロン B からは、シナプス遅延 τ 後に抑制性パルス入力加わるために C の出力 V_3 は同図のように全て抑制されてしまい出力はでなくなる。(c) では V_1 のパルス間隔

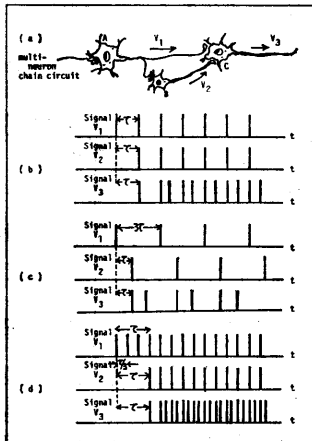


Fig. 17 Characteristics of the multiple neuron chain circuit, (a) net structure, (b) impulse interval equals synaptic delay τ , (c) interval = 3τ , (d) interval = $\tau/3$ characteristics respectively. All neurons have same synaptic delay τ .

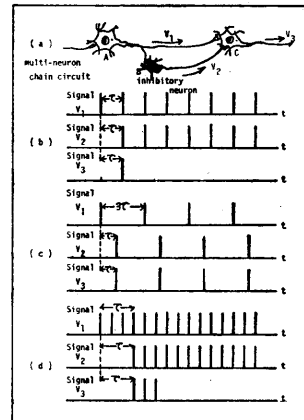


Fig. 18 Characteristics of the multiple neuron chain circuit, in this way closed circuits exist. (a) is named reverberating circuit, (b) its input-output characteristics, (c) multi-closed circuit and (d) its characteristics. (c) is considered the kind of amplifier in this characteristics. In this figure τ is synaptic delay.

が 3τ と大きいために抑制する入力 τ だけずれており V_1 入力が入力されれば出力される。(d) では $\tau/3$ のパルス間隔であり始めにいくらか出力されるがその後は全く出力なしとなる特性である。

以上の Fig. 17 および Fig. 18 の特性から考えてニューロン連鎖が多重鎖回路をこのように形成する場合には、入力刺激に含まれる特定の情報が強化されたり、阻止されたりあるいはまた特定の情報のみ通過するような濾波効果をもつものといえよう。従って生体神経系にあっててもこのような回路構成から特定の情報が認識されたり省略されたりしながら情報処理がなされているのではないかと考えられる。

最後に Fig. 19 に示す多重鎖回路にあっては相互興奮性結合と同じような出力

特性をもつことがわかる。(a) では、ある時間に入力された興奮 V_1 が、興奮性ニューロン閉回路内をたえず巡環しており、入力がなくなった後も出力 V_2 には、一定間隔にて次々と出力されることがわかる。この様子を (b) の特性図に示してある。また (c) の様な回路構成の場合には、伝達時間が少しずつ異なる多くの並列回路を含むために、ニューロン E には空間的にも加重作用が働らき V_2 出力には多くの興奮が生じることになる。この Fig. 19 の中に示した特性から強いて言える機能としては、(a) が興奮の反響回路であり、(c) の回路は、ひとつの増幅作用をもつと考えられる。なお (a) の反響回路が脳の記憶装置(短期記憶)の一部であると考えられるが、脳の中樞神経系内のシナプスは一つ一つの作用が極めて弱く、ニューロン結合には多数のシナプスが集まり形成される場合が多い。したがって 1:1 の信号伝達するシナプスは例外であり、このような形態がそのままそっくりと脳内に存在するとは考えにくい。²⁾

以上述べて来た神経回路網は、シナプス接続の様式変化や、シナプス接合面の変化を考慮しない場合であった。しかしながら生体神経系の持つ学習作用や自己組織化の機能を説明するためにはシナプスの構造変化、すなわち可塑性を含めた神経回路網を考える必要がある。²⁰⁾²³⁾ この報告の最後にこの可塑性を含む場合について記述する。

<4-6> 可塑性を含む回路

高次中枢神経の情報処理を考察する場合には回路構成のみでの説明では不可能である。種々様々な情報を保存する記憶作用を考慮し時間的構造変化を考えあわせなければならない。しかし記憶に関する研究では詳細な点が多く不明と言える。²⁴⁾ この説明のひとつとして最近では神経系における構造変化—可塑性が考えられている。ここでは学習作用のひとつである条件反射(古典的条件反射)と可塑性をシナプスにもたせたオペラント条件づけを説明する神経回路について記述する。²⁰⁾ Fig. 20 (a) が古典的条件反射の回路である。ニューロン C, D はその閾値によって、ニューロン A だけの入力では興奮しない。またニューロン B の入

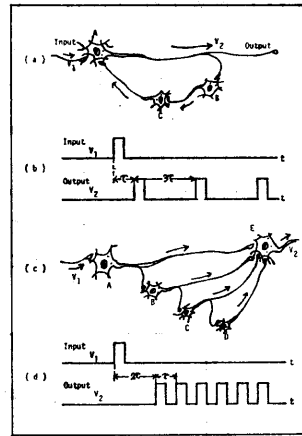


Fig. 19 Characteristics of the multiple neuron chain connection, in this way circuit has the interstitial neuron of inhibition. (a) is its circuit, (b) impulse interval equals synaptic delay τ , (c) 3τ and (d) $\tau/3$ respectively.

力のみでは D が興奮するが C は興奮しない。ところが A, B 同時に興奮を与えると C, D は興奮する。そしてニューロン C は自己回帰性シナプス結合により持続的興奮状態になる。このためニューロン D は C から常時入力を受けていることになり、今度はニューロン A のみの興奮で D は出力を得ることができ、このことは条件づけが完成したことになり古典的条件反射のモデルとして説明できる。この神経回路モデルでは記憶がニューロン C を循環する興奮パルスにより蓄えられており、この動的状態により永続的な条件反射が形成される。

一方オペラント条件づけの神経回路モデルとしては Fig. 20 (b) に示す構成となる。ニューロン A からの出力がニューロン B と C に接続しそれぞれニューロン D, E を介し

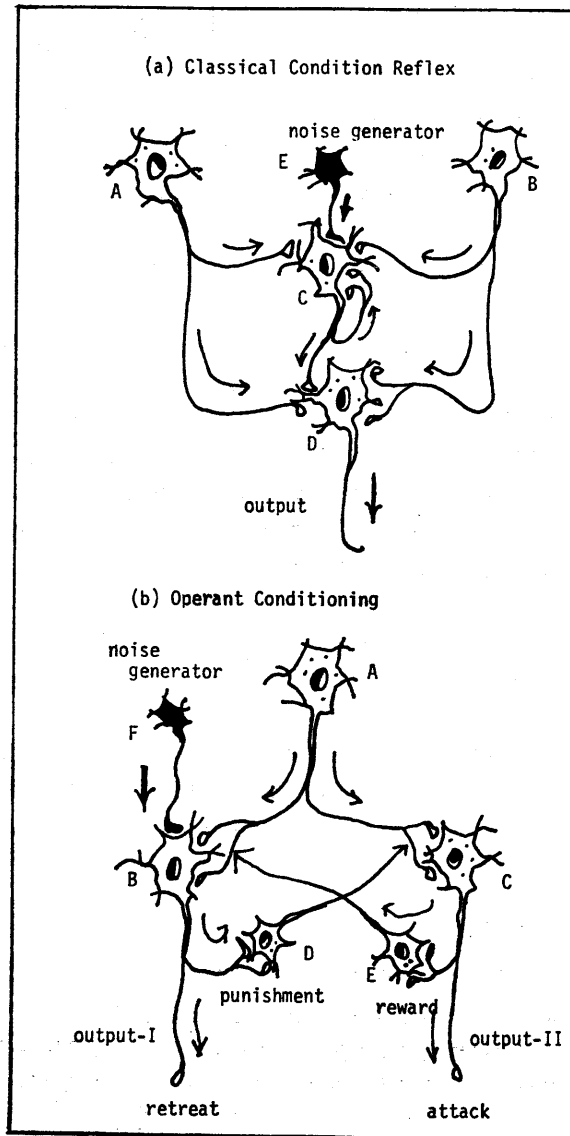


Fig. 20 Reflex model circuit, (a) classical conditioned reflex and (b) operant conditioning. Neuron E in the (a) and F in the (b) are noise generator and also inhibitory neuron.

相互に接続している。いまニューロン B が興奮すると出力として退却という反応を起し結果として罰の作用がニューロン D により A~C 間のシナプス結合の度合を強く変化させるものとする。またニューロン C の興奮により巧撃の出力、その結果賞として A~B 間のシナプス結合の強さを弱めるように働くものとする。するとニューロン B, C が何回か興奮するに従ってニューロン D, E を介しながら A~B 間, A~C 間のシナプス結合の強さが変化してゆきついにはニューロン A の興奮により攻撃の行動を起こすようになる。この場合の記憶装置としては A~B 間や A~C 間のシナプスの結合度の変化として保存されていることになる。なお、(a) においてはニューロン E, (b) においてはニューロン F がそれぞれの系における雑音源と考えるとこれが抑制的にニューロン C ((a) において) とニューロン B ((b) において) に作用する場合、(a) のシステムは記憶が破壊されてしまうが、(b) のシステムでは記憶に影響をうけるが、そこなわれることはない回路であることがわかる。

以上のように高度な情報処理を考える場合には、シナプス接続部分等に過去の履歴を保存する可塑性を導入する必要があることが示された。

5. あとがき

生体が外界から刺激という入力情報を受け取り、これを適切な処理を施して生体の恒常性を保持する巨大なシステムと考えるとき、我々に多くの点で学ぶべき内容をもっている。従って生体神経系のアプローチが今後とも種々様々な方面からなされなければならない。第 I 報ではこの回路構成の整理とこの回路様式から生体の持つ現象、機能がいかにモデル化されているから考えて来た。ここに記述した以外にも多くの報告がある。例えば、視覚における錯視現象が側抑制結合により説明されるし、¹⁷⁾ ニューロンのリング接続によりヒトデの協調運動一起上り現象、²⁷⁾ あるいはまた小脳皮質の持つ階層構造がパーセプトロンによる情報処理系にてモデル化されるなど数多い例が示されている。¹³⁾¹⁶⁾²⁵⁾

生体神経系のもつ情報処理について今後も数学的モデルないし電子回路モデルからの研究を試みるつもりである。これら生体系のアプローチから生体システムの解明、あるいは情報処理システムへの応用が進展することを望むものである。¹⁾²⁵⁾²⁸⁾

謝 辞

生体神経系の情報処理についての研究を進めているに当たり常に御協力をいただいております徳島大学工学部牛田富之教授並びに木内陽介助教授に謝意を表します。また報告書をまとめる機会を与えてくださいました福岡教育大学技術科の諸先生方に感謝致します。

参 考 文 献

- 1) 甘利俊一；神経回路網の数理，産業図書，(1978)
- 2) 伊藤正男；ニューロンの生態学，岩波書店，(1972)
- 3) 大沢文夫他；神経回路と生体制御，朝倉書店，(1976)
- 4) 大村 裕；生体における情報処理，昭50年電学会全国大学講演予稿 (1975)
- 5) 川人・塚原；小脳性反響回路のモデル，MBE 67-53, 7~14 (1976)
- 6) 桑原万太郎；生物と情報，日本放送出版協会 (1969)
- 7) 斎藤，太原；脳のしくみ，電気学会誌，Vol. 95, No. 3, 201~208 (1975)

- 8) 生物物理学会; 神経の生物物理, 吉岡書店, (1966)
- 9) 東大理学部情報研究施設; 思考過程と情報科学, 産業図書, (1973)
- 10) 時実利彦; 脳の話, 岩波書店 (1962)
- 11) 時実利彦; 人間であること, 岩波書店 (1970)
- 12) 時実利彦; 脳と神経系, 岩波書店 (1976)
- 13) 鳥岡, 古賀, 池田; 層状回路網の解析と試作, MBE-75-57, 47~54, (1975)
- 14) 長篠, 田村, 牛田; 多細胞相互抑制神経回路における発火モードとその解析, 信学誌 Vol. J61-A, No. 6, 588~595 (1978)
- 15) 永野, 大見; 小脳皮質の抑制性介在ニューロンの機能に関する一考察, MBE 77-1, 1~7 (1977)
- 16) 樋渡絹二; 生体情報工学, コロナ社 (1971)
- 17) 藤井, 松岡, 森田; Lateral Inhibition による錯視現象の解析, (医用電子と生体工学) 5, 117~126 (1967)
- 18) 八木 寛; 神経系情報工学, 電気書院 (1974)
- 19) Caianiello, ed.; Neural Networks, Springer-Verlag (1968)
- 20) Gardner-Medwin, A. R.; Modifiable Synapses Necessary for Learning, Nature, Vol. 223, 916~919 (1969)
- 21) Harmon, L. D. and Lewis, E. R.; Neural Modeling, Physiol. Rev., 46, 3. (1966)
- 22) Harmon, L. D.; Neuromimes: action of a reciprocally inhibition pair, Science, 146, 1323-1325 (1964)
- 23) Hamori, J.; The Inductive Role of Presynaptic Axons in the Development of Postsynaptic Spines, Brain Research, 62, 337~344 (1973)
- 23) Hartline, H. K. and Graham, C. H.; Nerve Impulses from Single Receptors in the Eye, J. Cell Comp. Physiol. 1, 277-297 (1932)
- 24) Hoffman, W. C.; Memory Grows, Kybernetik, 8, No. 151-157 (1971)
- 25) PELLIONISZ, A. and SZENTAGOTHAJ, J.; Dynamic Single Unit Simulation of a Realistic Cerebellar Network Model, Brain Research, 49, 83-99 (1973)
- 26) Reiss, R. F.; A Theory and Simulation of Rhythmic Behavior due to Reciprocal Inhibition in Small Nerve Nets, Proc. AFIPS Spring Joint Computer Conf. 21, 171-194, (1962)
- 27) Ryoji Suzuki, et al.; Dynamics of Neuron Ring, Kybernetik, 8, No. 1, 39-45 (1971)
- 28) Sherrington, C. S.; Integrative Action of the Nervous System, New Heaven and London: Yale Univ. Press, (1906)
- 29) Wigström, H.; A Model of a Neural Network with Recurrent Inhibition, Kybernetik, 16, 103-112 (1974)
- 30) Wilson, D. M.; Relative Refractoriness and Patterned Discharge of Locust Flight Motor Neuron, J. exp. Biol. 41, 191-205 (1964)