

大脳新皮質の6層構造と逆伝播学習

最上嗣生

理化学研究所, 351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

mogami@brain.riken.go.jp

ver.1.00: 2006年 9月 25日

Abstract: 逆伝播のできない生体のニューロンを使って逆伝播学習を実現する方法についての理論的考察の結果、新皮質の6層構造が導き出される

大脳新皮質を顕微鏡的に観察すると、6層からなる構造が見られる。各層はそれぞれ異なった構造を持ち、互いに特異的な結びつきをしていて、あたかも何らかの種類の集積回路のように見える。この精緻な構造は一体、何の機能をどのようなメカニズムで果たしているのだろうか。

また一方、ニューラルネットワークの純理論的研究は、解剖や生理学的事実に縛られずに、逆伝播(back propagation)学習を生み出した。逆伝播はきわめて多くの場面で有用であることがはっきりしている(ほとんどの理論が逆伝播を必要とするほどに)。しかし、いくら有用であろうと、シナプスは逆向きの信号伝達を許さないという単純な生理学的事実のために逆伝播は脳の中では現実的でないとも考えられていた。

本論では、この二つの疑問を同時に解決する。まず逆伝播が可能であるネットワークについて理論的に提案をする。そこからは様々なネットワークの構造と性質が導き出される。その結果導き出される回路は大脳新皮質の6層構造と酷似している。つまり皮質の微小回路の構造は逆伝播を実現するためのものであったことが分かった。

学習側とネットワーク構築ルール

以下の議論では簡単のためにニューロンは双極性であるとする。すなわちニューロンの出力の値は正でも負でもあり得る。またシナプスの重み(例えば V_{ij} など)も正でも負でもあり得るものとする。

多層のニューラルネットが図1で示すような2層のニューラルネットの繰り返しで出来ているとする。以下はこの2層部分に注目して考えを進めていく。この回路は以下のように発火する。

$$1) \quad y_i = g(\sum_k V_{2ik} z_k)$$

$$z_k = \phi(\sum_j V_{1kj} x_j)$$

ここで g と ϕ は何らかの非線形関数である。一般的には $\tanh x$ のようなシグモイド関数を取ることが

多い。 g や ϕ が学習により変化しても良いのだが、ここでは簡単のため変化しないことにする。

出力 y_i に対して誤差 Δy_i が与えられた時、逆伝播の学習側は

$$\Delta V_{2ik} \propto \sum_i \Delta y_i \times \partial y_i / \partial V_{2ik} = \Delta y_i g'_i \times z_k$$

$$\Delta V_{1kj} \propto \sum_i \Delta y_i \times \partial y_i / \partial V_{1kj} = \Delta z_k \phi'_k \times x_j$$

$$\Delta z_k \equiv \sum_i \Delta y_i g'_i V_{2ik}$$

である¹。ここで $g'_i \equiv g'(\sum_k V_{2ik} z_k)$ 、 $\phi'_k \equiv \phi'(\sum_j V_{1kj} x_j)$ である。しかしシナプスを逆向きに信号が伝搬することは出来ないため、図1のような神経回路ではこの学習側を実現できない。

ここで図2のように逆向きに信号を伝搬する同型のネットワークを付け足せば誤差を逆向きに伝搬させることができる。そして次のように発生時と睡眠時と覚醒時にそれぞれ異なる学習側を設定しそれが合わさって逆伝播学習を可能にする。(「睡眠時」という言葉を仮にあてたが、現在の所はそれが本当の睡眠の時に行われるかは分からない。) また図2のニューロンの集団には II/III, IV, V, VI と記号がふつてある、後に議論するがそれぞれ新皮質の II と III 層、IV 層、V 層、VI 層の錐体細胞に対応している。以後特に断りなくニューロンの集団を「V 層」と呼ぶ。

図2に示したように IV 層の k 番目の細胞と VI 層の k 番目の細胞は相互に一对一の投射をしている。また II/III 層の i 番目の細胞は V 層の i 番目の細胞に対して投射している。(後で述べるがこの結合は一つの細胞が標的細胞を発火させることができるほど強くなくてはならない。) 以下の睡眠時と覚醒時の学習ルールを実現するためにはあらかじめこの配線を形成しておかなくてはならない。この形成過程は皮質が学習を開始する前、たとえば睡眠時の別な時期あるいは発生時に行えばよい。これを仮に「発生時」のネットワーク形成ルールと呼ぶ。配線の合理性から IV 層の k 番目と VI 層の k 番目の細胞、II/III 層の i 番目と V 層の i 番目の細胞は垂直に一直線に並ぶだろう。これが新皮質のミニコラム構造が存在する理由だろう。II/III \rightarrow V と IV \rightarrow VI の結合についてはそれぞれ II/III 層と IV 層内でもっとも近い樹状突起幹(dendritic shaft)に対して投射するという単純なルールで良いだろう。また樹状突起幹に対する投射は強い結合になると考えられるので都合が良い。

¹ この学習側は再急降下法に対応する。それ以外の勾配法に対応する逆伝播学習は次稿にゆずる。

しかし VI→IV の結合はもうすこし複雑な形成ルールが必要である。なぜなら VI→IV と IV→VI は同じ細胞同士をきちんと環状に結んでいないといけないからである。そこでまずは IV→VI の強い結合が成立する。次に IV の細胞が発火して強い結合を通り VI を発火させ、VI から IV に投射したシナプスが Hebb 学習をし、強化されないシナプスは消えるものとすれば良いだろう²。

睡眠時は W_2 が V_2^T に、 W_1 が次段の V_1^T に一致するように学習する。そのために、睡眠時には二つのモードを導入する。この二つのモードは全ての領野で同期して交代しなくてはならないので、ゆっくりした交代をするだろう。具体的には数ヘルツくらいの遅い振動かもしれないし数分から数時間の交代かもしれない。

第一のモードでは II/III 層が $\langle y_i \times y_j \rangle = \delta_{ij}$ となるようにランダム発火をする。 y_i は V 層に投射し、次段の信号 x_i として次段の IV 層にも投射する。次段の IV 層は $z_k = \sum_j V_{1kj} x_j$ と発火する。次段の集団 VI は z_k から強い入力を受けて（覚醒時とは違い）そのまま $\zeta_k = z_k$ と発火し、その信号は前段にもどり前段の V 層の細胞上のシナプスは

$$\Delta W_{1jk} \propto y_j \times \zeta'_k - W_{1jk}$$

に従い学習する³。これはほぼ Hebb 則なので現実のニューロンにとって実現可能である。また II/III 層の細胞上の W_1' も同じ学習則をもち $W_1' = W_1$ となる⁴。このモードでは W_2, V_2, V_1 は学習しない。また V 層の細胞は自らは発火しない、または VI 層の細胞は V 層の細胞からの入力に対しては不感応になる。また II/III 層は IV 層からの入力を無視する。以上により $W_1 = V_1^T$ となる。

第二のモードでは IV 層の z_k は $\langle z_i \times z_j \rangle = \delta_{ij}$ となるランダムな発火をして II/III 層の細胞は受動的に $y_i = \sum_k V_{2ik} z_k$ として発火する（図 2）。V 層は y_i から強い入力を受けてそのまま $\eta_i = y_i$ と発火する。そして

$$\Delta W_{2ki} \propto z_k \times \eta_i - W_{2ki}$$

² VI 層錐体細胞から IV 層への投射の問題は discussion を参照

³ ここで述べたような学習が起こっているとした場合、V 層の細胞は自らの発火に数ミリ秒遅れて distal dendrite に信号が来たときに限り長期増強を見せるはずである。事実との比較セクションを参照。

⁴ 重複の理由は Discussion のセクションを参照

と学習する。このモードでは W_1, V_2, V_1 は学習しない。このとき VI 層は発火しないか、V 層が次段からの入力を無視する。また IV 層は前段の II/III 層からの入力 ζ' を無視する。以上により $W_2 = V_2^T$ となる。

一方、覚醒時は V_1 と V_2 が学習される。これを実現するために高速で振動する二つのフェーズを導入する。第一のフェーズではニューロンは(1)式に従って発火し、計算結果を次段に伝え、学習はしない。これは外界を反映するためのフェーズであり反応フェーズと呼ぶことにする。

そして第二のフェーズ（学習フェーズ）では逆行経路のニューロン V, VI が $\Delta y, \Delta z$ を計算するフェーズであり

$$\eta_i = \sum_k \zeta'_k W_{1ik} g'_i$$

$$\zeta'_k = \sum_i \eta_i W_{2ki} \phi'_k$$

と発火する。このフェーズでは η_i は $\eta_i = \Delta y_i g'_i$, $\zeta'_k = \Delta z_k \phi'_k$ で関係づけられている。 ζ' は後段の ζ であり、この段の ζ は前段にとっての ζ' になる。II/III 層の細胞は自身の W_2 を通して Δy_i を計算し、つい先ほどの反応フェーズでの自らの発火 y_i の記憶から g'_i を計算して、この二つを合成して $\Delta y_i g'_i$ を表す信号（カルシウムスパイク）を樹状突起上を逆行させる。各シナプス上ではつい先ほどの入力 z_k と逆行信号の積を使い

$$\Delta V_{2ik} \propto \Delta y_i g'_i \times z_k$$

と学習する。同時に V 層の細胞は自分の樹上突起上にある W_2 を通して Δy_i を計算して、つい先ほどの反応フェーズでの II/III 層からの投射 y_i の記憶から g'_i を計算して、この二つを合成して $\eta_i = \Delta y_i g'_i$ と発火する。VI 層の細胞はこの入力を使い $\zeta'_k = \sum_i \eta_i W_{2ki} \phi'_k$ と発火する。このとき IV 層の細胞は VI 層の細胞から信号 ζ を受け取り、これを樹状突起上に逆行させる。この信号と先ほどのフェーズでのスパイクの記憶 x_j がシナプス上で Hebb 的に連合されて

$$\Delta V_{1kj} \propto \zeta_k \times x_j$$

と学習する。覚醒時は W_1, W_2 は学習しない。

以上のような3つの時期の学習ルールの組み合わせで逆伝播の学習側を実現できる。

実験的事実との比較

このセクションでは我々のモデルと実験的事実のうち良い一致を示すものを列挙していく。

睡眠中の第一のモードで V 層について、この理論に従えば、細胞 II/III からの細胞 V への入力 y_j が

ら数ミリ秒遅れて Δz_k が届くはずである。なぜなら y_j の発火から次の領野のシナプスを二つ介在して信号が戻ってくるからである。細胞 II への入力 y_j が細胞 V に発火を起こすと仮定しているが、この発火から数ミリ秒遅れたシナプス入力を選択的に可塑性を起こさなくてはならない。実際、軸索が発火した数ミリ秒あとに限って、樹状突起遠位部への入力は普段より容易に Ca^{2+} スパイクを起こすことが知られている[6]。一般に Ca^{2+} スパイクとシナプス可塑性は深く関わっているから、軸索発火の数ミリ秒後に樹状突起への入力があるときに長期増強が起きるものと予想できる。それは我々の理論が要求するニューロンの動作と同じである。

次に我々の理論と微小解剖学的事実の一致点について列挙していく。

細胞集団 II/III, IV, V, VIなどはそのまま層を表すことを暗に意味していたが、一度そのことを忘れてみよう。細胞集団 II/III と V の間、細胞集団 IV と VI の間の結合はそれぞれ細胞数に比例するだけなのに対して、集団 II/III と IV の間の結合は細胞数の2乗に比例する。V と VI も同様である。従って配線最小化の原則にそって考える場合、前者の結線の考慮は後回しにしてよい。その結果まずそれぞれの集団は異なる層に分かれていなくてはならない。例えば細胞集団 II/III と IV が混在していたとすると、行列 V_1 と V_2 が混在すると配線が空間的に邪魔し合って長くなってしまふからだ。同様にしてすべての集団は異なる層に分かれていなくてはならない。つぎに層の間の順序であるが、より多数の結線をもつ II と IV は隣接して、V と VI も隣接して配置されなくてはならない。以上をまとめれば図3のような層構造が導きだされる。これは実際の新皮質の層構造と酷似している。

IV 層の細胞が尖樹状突起を持たないこと、VI 層の細胞の樹状突起が IV 層までしかない点は現実とこの理論が一致している。またこの理論では V, VI 層が逆行信号の処理をしている、だから上位領野からの逆行信号は I 層だけで無く V, VI 層にも来てもよい。実際、上位領野からの逆行性結合は I 層だけでなく V, VI 層にも投射している。

我々の理論では (IV 層がニューラルネットの一段目なので) 局所的投射では IV 層に対しては VI 層 ($\sim \Delta z$) のみが投射するはずである。実際、IV

層への局所投射はもっぱら VI 層の細胞から来る⁵。

V 層が Δy を計算するとすれば II/III 層の出力は V 層の pyramid に行かなくてはならない。一方脳では実際に、II/III 層の錐体細胞の軸索はほとんど側枝を作らず Vb 層内のみ側枝を作る⁶。

VI 層は領野をまたぐ逆行誤差の出力をしている。VI 層では Δy ではなく Δz が出力されている。z の次元が x より大きければ、前の領野に行く逆行結線の次元は順行の結線の次元よりも大きくなる事になる。これは配線を増やし不合理であるようにも見える。しかし、VI と LGN (外側膝状核) の間であれば、実際 LGN への VI からのシナプスは LGN から VI へのシナプスの 10 倍多い[p300, 1]という実例がある。

我々の理論によれば V 層は y の誤差 Δy を計算するのが目的である。II/III 層の出力は非線形なもの (complex type)が増えてくるから、V 層でも complex cell が多くなるのは自然である。またこの目的から V 層には LGN からの入力は必要無い。そして V 層は近傍のみに投射するはずである。実際に V1 野の V 層の細胞は他の層にくらべて complex cell が多く、LGN から入力を受けず、白質にのびる軸索が少ない[fig.13, 4]。

V1 野では V 層は complex cell が多い。VI 層は V 層から入力を受けているにも関わらず simple cell が多いのは不思議にも思えるかも知れない。しかし我々の理論に従えば、VI 層は IV 層の細胞の誤差を表している。ということは、線形反応をする細胞の誤差が線形であるのは自然である。

問題点と展望 (Discussion)

もし V および VI 層が誤差信号の処理であるならば、学習が完了した時にはもう逆行性の誤差信号はなくなるはずである。しかし皮質の V, VI 層から記録するとよく発火が観察される。一見矛盾するが、1) 長期的な学習は完了しても一時的な変動に対応する adaptation が残っている。2) もし関数系に誤差を完全にゼロにするだけの自由度が無ければ誤差信号は出続ける。3) 観測される分布は離散確率分布

⁵ Similarly, it would appear that in the adult monkey, the pyramidal axon contribution to layer IV arises primarily or only from neurons whose cell bodies are situated within that layer (layer VI). [p165, 2]

⁶ The axons of layer II pyramids, and upper layer III pyramids, after initially giving rise to a local arborization, descend through the cortex largely unbranched, giving rise to collaterals only within layer Vb. [p165, 2]

だがモデルは連続分布だから⁷、などの可能性がある。

V 層の樹状突起幹は何のためにあるのだろうか。図 3 では樹状突起幹は I 層から誤差信号を運ぶ役割と II/III 層から信号 y を運ぶ役割を持っている。しかし同じ誤差信号は V 層にも直接投射しているし、II 層からの信号を運ぶには II/III 層から軸索をのびた方がより細くて経済的だろう。これは樹状突起幹が作る数ミリ秒の遅延が睡眠時のモード 1 の学習に都合が良いからかもしれない。

$\Delta V_{2ik} \propto \Delta y_i g'_i \times z_k$ のような学習則において、実際の脳の中では Δy_i は幾つもの領野を通過してから返ってくることもある。その場合の遅れは最大数百ミリ秒であろう。この時間差があるとき学習をどのようにすれば良いだろうか？ひとつの考えは外界から来る x が数百ミリ秒程度変化しないことは良くあるので、変化しただけ学習に対して不感応にするという考えである。もう一つは何らかの記憶システムを使って x を保持することである。(例えば新皮質は一般に 200ms 程度の記憶を持つようである。)

$\Delta y_i g'_i$ を生成するための W_2 は細胞 II/III と細胞 V の両方にあり冗長である。図 4 のように対称な形にすれば節約できる。しかし本論で図 2 のような選択をした理由は実際に II/III 層の細胞が I 層にまで樹状突起を伸ばしているからである。実際のニューロンがそのようになっている理由を考えると、あるいは軸索が発火すること無しにカルシウム流入を発生させることが不可能なのかも知れない。もし軸索が発火してしまえば、ニューロン II/III が覚醒時に $y \propto \Delta y \propto \eta$ で発火する瞬間が発生してしまう。前述の二つのフェーズの区別がグローバルにつけば問題ないが、そのフェーズの交代は速くなくてはならない。すると現実の新皮質で観測される θ 、 α 、 β 、 γ の振動のうち γ が良い候補である。しかし γ 振動が領野をまたいで同期することはあまりありそうではない。なぜなら γ 振動の同期については精力的に探索する研究者がいるにも関わらず長距離同期を報告する論文が少なく、また γ 振動の同期メカニ

ズムとしては抑制性細胞同士の局所結合やギャップ結合が有力だからである。したがって、間違っても反応信号でなく学習信号が次段に伝搬することを防ぐためには、異なる領野へ長距離投射するニューロン II/III が覚醒時に $y \propto \Delta y$ で発火する瞬間があってはならない。一方、一段目の IV 層などでは $z \propto \Delta z$ と発火する瞬間があっても近距離の γ 振動の位相を目印にしてどちらのフェーズか区別することが可能である。

この理論がそのまま正しいとすると、V 層の錐体細胞の数は II/III 層と同じでなくてはならないし、VI 層の錐体細胞の数は IV 層と同じでなくてはならない。しかし実際は V, VI 層の錐体細胞の数は II/III, IV 層がわにくらべて少ない [fig 19, 5]。しかし、ネットワークを網膜のような最下段までたどっていったときの本当の外界の入力に比べて、 Δy 、 Δz などの次元が大きい場合、一部の Δy 、 Δz などをランダムに取り除いても学習能力はある程度保持されるので問題ない。

理論が示唆する VI 層錐体細胞から IV 層への投射は確かにあるが、実際は一対一ではないという違いがある。これは回路が厳格に 2 段構成ではなく実際の皮質ではまばらに 3 段になっている部分がある、あるいは一つの細胞に対して複数のシナプスを作っていると考えれば理解できる。

以上では同様の回路が繰り返されるとして議論したが、最初と最後の部分の具体的な形は議論しなかった。それは評価関数などの詳細に依存しすぎるからである。また本来は unipolar ニューロンで回路を構成しなくてはならないという問題もある。これらは稿をかえて論じる予定である。

[1] Douglas R, Marin K, "Neocortex" (in "the Synaptic Organization of the Brain", 4th ed., 1998 Oxford Univ. Press)

[2] Feldman ML, Morphology of the Neocortical Pyramidal Neuron, in "Cerebral Cortex" Vol.1 (ed. Peters & Jones), 1984 Plenum Press

[3] Rockland KS, The Organization of Feedback Connections from Area V2(18) to V1(17), in Cerebral Cortex Vol.10 (ed. by Peters & Rockland), 1994, Plenum Press

[4] Martin K, Neuronal Circuits in Cat Striate Cortex, in Cerebral Cortex Vol.1 (ed. Jones & Peters), 1984, Plenum Press

⁷ 例えば、ガウシアン分布からの有限サンプル $p(x) = \sum \delta(x-x_i)$ をモデル確率分布 $q(x) = a \exp(-x^2)$ に KL-divergence $\int dx p(x) \log q(x)/p(x)$ を最少化するように fitting する場合を考えてみて欲しい。すると (定常的なパラメータの変化) + (信号が来た時だけの変化) という形になる。

[5] Perers A, Satheres C, Myelinated axons and the pyramidal cell modules in monkey primary visual cortex, J Comp Neurol. 1996; 365:232-55

[6] Larkum ME, Zhu JJ, Sakmann B, A new cellular mechanism for coupling inputs arriving at different cortical layers, Nature. 1999 Mar 25;398(6725):338-41.

Figures

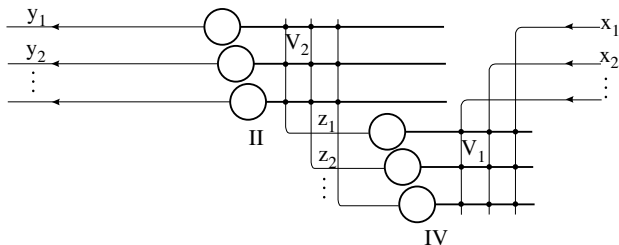


fig.1 The two-stage neural network

The thick lines designates dendrite, and the thin lines designates axons. The number of neurons may be as many as needed, though only three repetition is shown in the figure.

太い線は樹状突起、細い線は軸索を表す。図では3回くり返しになっているが、一般的な大きな次元で良い。黒丸のある交差はシナプス結合を表す。黒丸のない交差は結合がない空間的交差を表す。z, yの次元はxよりも大きくてもよい。

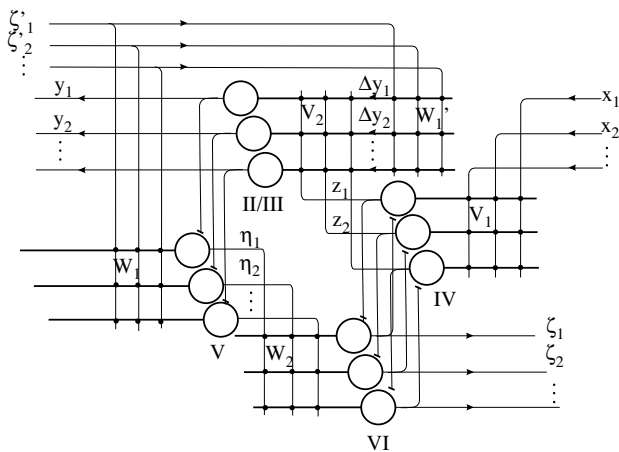


fig.2 biologically plausible backpropagation neural network

樹状突起の近位の結合は proximal dendrite への、遠位への結合は distal dendrite のシナプスを表す。短い線分で終わる細胞体への軸索は強いシナプス結合を表す。

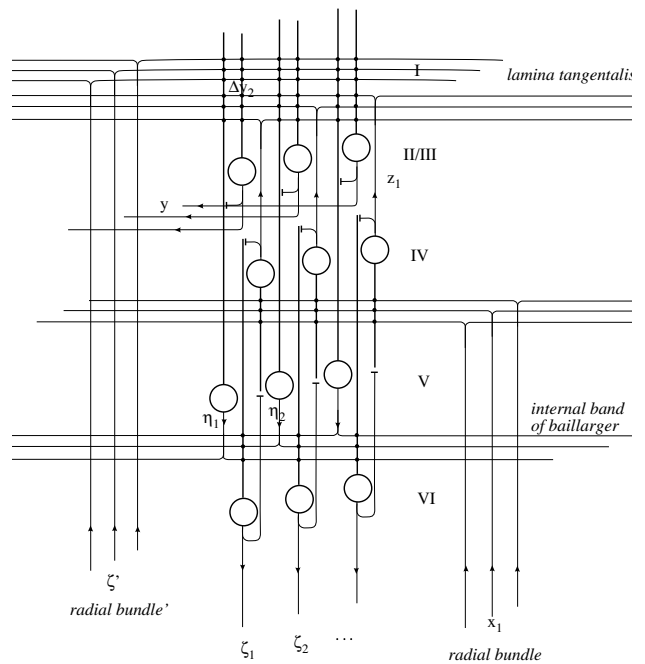


fig.3

biologically plausible backpropagation neural network with minimization of wiring resembles the 6-layer structure of the neocortex

We think that this structure repeats extensively to form the cerebral cortex.

短い線分で終わる樹状突起への軸索はシナプス結合を表す。W₁は apical dendrite にそれ以外は主に basal dendrite に配置されていると考える。

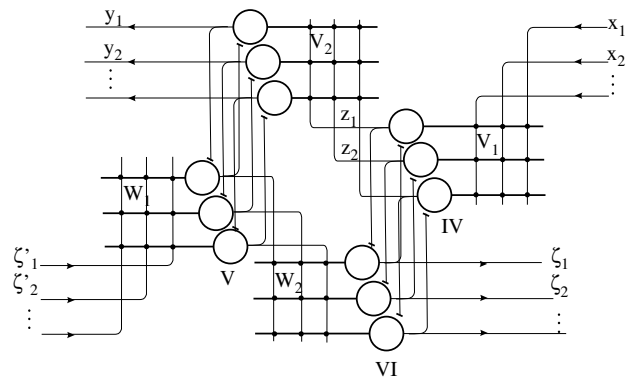


fig.4 A symmetric design, which is less likely in the actual neocortex