第37回全脳アーキテクチャ勉強会 ~大脳皮質の回路とその役割の謎に迫る~

大脳皮質の解剖学的構造と計算論的 モデルの調査

早稲田大学データ科学センター 田和辻可昌

2023年2月17日

本成果は、学術変革領域研究「行動変容生物学:行動変容を創発する脳ダイナミクスの解読と操作が拓く多元生物学」の支援を受けて得られたものである。 本資料は、以下の成果報告に基づいている。

- 鈴木雄大・田和辻可昌・山川宏:大脳皮質の標準領野間ラミナ投射パターンの抽出,信学技報,122:292, NC2022-56, pp. 51-56, 2022年12月.
- Yoshimasa Tawatsuji, Yudai Suzuki, Hiroshi Yamakawa, Yutaka Matsuo: Interpretation of the standard inter-area laminar pattern of projections based on several computational models of the neocortex, 脳と心のメカニズム 冬のワークショップシンポジウム, 2023年1月5日-1月7日.



氏名

● 田和辻可昌(TAWATSUJI Yoshimasa)

略歴

- 早稲田大学 大学院人間科学研究科 博士後期課程
 指導教員:松居 辰則 教授
 学位:博士(人間科学)
 早稲田大学 人間科学部 助手(2017年~)
 早稲田大学 グローバルエデュケーションセンター 講師(2019年~)
 早稲田大学 データ科学センター 講師(2022年~)
 専門
- ヒューマン・エージェント・インタラクション (HAI)

● 知識情報科学、感性情報科学





[山川ら 2017; JSAI]

WBAIでは、大脳皮質を流れる信号の計算上の セマンティクスの理解を試みてきた

大脳皮質の解剖学的・生理学的構造に基づいた「大脳皮質間投射」の知識を今一度整理



[Yamakawa 20; Front. Comput. Neurosci.]



藤田潔, 渡辺雅彦: 大脳皮質, 脳科学辞典 (2021) doi:10.14931/bsd.2426



Dale Purves, et al. (eds) (2008) Neuroscience, Fourth Edition, Sinauer Associates, Inc.: Sunderland, MA.

様々なラミナの定義

現在取り組んでいる内容

用語の説明(1/2)

- 投射要素
- ●投射パターン
- feedforward/feedback

用語の説明(1/2)

用語の説明(2/2)

- 投射要素
- ●投射パターン
- feedforward/feedback

アジェンダ

- 🛑 背景と目的
 - 方法と結果
 - 標準ラミナ構造(標準LOI)の選定
 - 標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出
 - 各投射要素に流れる信号の意味
 - サマリー

- 背景:
 - <u>大脳皮質-大脳皮質(CC)</u>の投射には、領野間ラミナ投射パターン(ILPP)の成分 <u>{Feedforward(FF), Feedback(FB)}</u>が存在する。これは、階層性 <u>{ボトムア</u> <u>ップ,トップダウン}</u>と関連づけられる。
 - 先行研究では、大脳皮質のラミナ構造(LOI)・ILPPが様々存在するが、 計算モデルに適した網羅性・詳細性を両立したILPPが存在しない。

- 目的:
 - <u>網羅性・詳細性</u>を両立した標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出
 - 各標準ILPPの投射要素において流れる信号の計算論的な意味の抽出

背景:様々な解像度をもつ大脳皮質-大脳皮質(CC)の投射

領野間の階層性 {ボトムアップ, トップダウン}はILPPの成分 {Feedforward(FF), Feedback(FB)}と関連

背景:様々な領野間ラミナ投射パターン (ILPP)

[Rockland, 79]

[Felleman, 91]

ラミナ構造(LOI)・領野間ラミナ投射パターン(ILPP)

15

背景: ILPPの詳細性と網羅性

目的:<u>網羅性・詳細性</u>を両立した標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出

背景:計算モデルに適したLOIの詳細性 - 詳細なILPPのために

均一サーキット:ソフト・コンポーネントの出力に対応する神経集団

В

丸の特定 一口ン群 サーキット

細胞タイプ X

細胞タイプY

機能に基づく均一サーキット(ソフトウェ アコンポーネントの引数に相当する) 均一サーキットとは、機能的に同じ種類の 意味をコード化しているとみなされる、脳 内のニューロン群である。

細胞タイプに基づく均一サーキット仮説

均ーサーキットは、特定の脳領域内の特定 の細胞タイプで構成されたニューロン群に よって形成される。 [山川, 22]

均一サーキット

→ コネクション

サーキット

サーキット

Terminal

[actuator]

サーキッ

サーキット

サーキット

 \bigcirc

А

·≽C

Terminal

[sensor]

サーキット

アジェンダ

- 背景と目的
- 方法と結果
 - 標準ラミナ構造(標準LOI)の選定
 - 標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出
 - 各投射要素に流れる信号の意味
 - サマリー

方法:概要

19

アジェンダ

- 背景と目的
- 方法と結果
 - 標準ラミナ構造(標準LOI)の選定
 - 標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出
- 各投射要素に流れる信号の意味
- サマリー

Step1:標準ラミナ構造(標準LOI)の選定

大脳皮質-大脳皮質(CC)の投射に限定すれば、少なくとも送信側の均一サーキットは、ラミナの要素毎に一種類しか存在しないように標準LOIを選んだ。

[Thomson, 07]

Presynaptic Excitatory Cells Postsynaptic Excitatory Cells Excitatory Cells Receiving little/no input

L	OI	標準LOI	CC	標準LOI
Thomson, 07	Markov, 14			of CC
1	L1	L1	\triangle	L1
2/3	L2/3A	L2/3A	0	L2/3A
2/3	L3B	L3B	0	L3B
4	L4	L4	Δ	L4
5 (toCC)	L5	L5IT	0	L5
5 (toTh2)		L5PT		
6 (toCC)	L6	L6toCC	0	L6
6 (toTh1)		L6toTh1		
6 (toTh2)	標準LOIの要 <u>素:10要素</u>	L6toTh2	標準	LOI(CC)の要
6 (toClastrum)		L6toClastrum	系:	0安东

Lower to higher hierarchical level

アジェンダ

- 背景と目的
- 方法と結果
 - 標準ラミナ構造(標準LOI)の選定
 - 標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出
- 各投射要素に流れる信号の意味
- サマリー

Step2:標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出

ILPPに関して調査対象となった先行研究

- 1. [Rockland, 79] Rockland, K. S. & Pandya, D. N. Laminar origins and terminations of cortical connections of the occipital lobe in the rhesus monkey. *Brain Res.* **179**, 3–20 (1979)
- 2. [Felleman, 91] Felleman, D. J. & Van Essen, D. C. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb. Cortex* **1**, 1–47 (1991)
- [Shipp, 07] Shipp, S. Structure and function of the cerebral cortex. *Curr. Biol.* 17, R443–9 (2007)
- 4. [Solari, 11] Solari, S. V. H. & Stoner, R. Cognitive consilience: primate non-primary neuroanatomical circuits underlying cognition. *Front. Neuroanat.* **5**, 65 (2011)
- 5. [Markov, 14] Markov, N. T. *et al.* Anatomy of hierarchy: feedforward and feedback pathways in macaque visual cortex. *J. Comp. Neurol.* **522**, 225–259 (2014)
- 6. [Barbas, 15] Barbas, H. General cortical and special prefrontal connections: principles from structure to function. *Annu. Rev. Neurosci.* **38**, 269–289 (2015)
- [Rockland, 19] Rockland, K. S. What do we know about laminar connectivity? *Neuroimage* 197, 772–784 (2019)

[2-1-1] 先行研究のLOIを標準LOIを対応づけた結果

標準LOI	CC	標準LOI of CC		LOI							
			Rockland, 79	Felleman, 91	Shipp, 07	Solari, 11	Markov, 14	Barbas, 15			
L1	Δ	L1	I	Supragranular	1	L1	L1	I			
L2/3A	0	L2/3A	II, Illa	Supragranular	2, 3A	L2, L3a	L2/3A	II, III			
L3B	0	L3B	IIIb, IIIc	Supragranular	3B	L3b	L3B				
L4	Δ	L4	IV	Layer 4	4	L4	L4	IV			
L5IT	0	L5	V	Infragranular	5B	L5, L6	L5	V			
L5PT					5A, 5B	L5a, L5b					
L6toCC	0	L6	VI	Infragranular	6	L5, L6	L6	VI			
L6toTh1					6	L6a					
L6toTh2					6	L6a					
L6toClastrum						L6b					

様々な先行研究のLOIを標準LOIに対応づけた

- [Felleman, 91]はLOIが粗かった
- 他の先行研究では、LOIと標準LOIの要素同士が概ね対応していた

[2-1-2] 先行研究のILPPを標準LOI上で論理演算子で表現

論理演算子表現についての説明: OR

- 少なくとも、[Layer a→Layer d]または[Layer b→Layer d]または[Layer c→Layer d]のいずれかが存在する。
- 論理式に現れる3通りの全ての投射が存在する場合も含まれている。
- Layer a からの投射が存在しないような場合も許容されている。

論理演算子表現についての説明: AND

少なくとも、[Layer a→Layer d]または[Layer b→Layer d]または[Layer c→Layer d]のいずれかと、

[Layer d→Layer d]が存在する。

[2-2] 標準ILPPを抽出する

[2-2-1] 先行研究の標準LOI上に変換された投射パターンを論理演算子で統合する [2-2-2] 連言標準形に変換する

$$S_{\text{FF}} = \text{CNF}\left(\bigwedge_{i}^{P}P_{\text{FF}}^{i}
ight)$$

 $i: 文献ID$
 $P: 標準LOIに変換された投射パターン$
 $S_{\text{FB}} = \text{CNF}\left(\bigwedge_{i}^{P}P_{\text{FB}}^{i}
ight)$
 $S: 標準ILPP$

連言標準形(CNF)での変換例 変換前 $([L6\rightarrow L1]\wedge[L6\rightarrow L6]\wedge[L2/3A\rightarrow L2/3A]) \wedge (([L5\rightarrow L1]\vee[L6\rightarrow L1])\wedge ([L5\rightarrow L2/3A]\vee[L6\rightarrow L2/3A]))$ P^1 変換後 $[L6\rightarrow L1]\wedge [L6\rightarrow L6] \wedge [L2/3A\rightarrow L2/3A] \wedge ([L5\rightarrow L2/3A] \vee [L6\rightarrow L2/3A])$

Step2:抽出された標準ILPP

Step2:先行研究のILPPを標準ILPPに対応づけた結果

標準ILF		EILPP							
			Rockland, 79	Felleman, 91	Shipp, 07	Solari, 11	Markov, 14	Barbas, 15	Rockland, 19
FF		2/3A→4		Supragranular→Layer 4 Supragranular, Infragranular→Layer 4	3A, 3B, 5B→3A, 3B, 4 2, 3→4	L2→L4 L3a→L4			
		3B→3B		詳細性が不足している	3A, 3B, 5B→3A, 3B, 4 3B→3B		L3B→L3B		lower layer 3→lower layer 3
		3B→4	IIIc→IV	Supragranular→Layer 4 Supragranular, Infragranular→Layer 4	3A, 3B, 5B→3A, 3B, 4 2, 3→4		L3B→L4		lower layer 3→upper layer 4
	3B→5, 6	3B→5						III→V, VI	
		3B→6						III→V, VI	
		5→4	Va→IV	Supragranular, Infragranular→Layer 4	3A, 3B, 5B→3A, 3B, 4				
		5→5					L5→L5		
FB		2/3A→1	llla→l	網羅性が不足している Supragranular, Infragranular→Supragranular, Infragranular	2, 3A, 5B, 6 →1, 2, 4, 5A, 5B, 6				layer 2, upper layer 3, layer 5, layer 6 →layer 1
		2/3A→2/3A		Supragranular, Infragranular→Supragranular, Infragranular	2, 3A, 5B, 6 →1, 2, 4, 5A, 5B, 6		L2/3A→L2/3A		
	5, 6→2/3A	5→2/3A		Infragranular→Supragranular, Infragranular Supragranular, Infragranular →Supragranular, Infragranular	2, 3A, 5B, 6 →1, 2, 4, 5A, 5B, 6			V, VI→II	
		6→2/3A		Infragranular→Supragranular, Infragranular Supragranular, Infragranular →Supragranular, Infragranular	2, 3A, 5B, 6 →1, 2, 4, 5A, 5B, 6	L5, L6→L2 L5, L6→L3a		V, VI→II	
		6→1	Vb, VI→I	Infragranular→Supragranular, Infragranular Supragranular, Infragranular →Supragranular, Infragranular	2, 3A, 5B, 6 →1, 2, 4, 5A, 5B, 6 5, 6→1	L5, L6→L1	L6→L1	V, VI→I	layer 2, upper layer 3, layer 5, layer 6 →layer 1
		6→6		Infragranular→Supragranular, Infragranular Supragranular, Infragranular →Supragranular, Infragranular	2, 3A, 5B, 6 →1, 2, 4, 5A, 5B, 6 5, 6→5, 6	L5, L6→L6a L5, L6→L6b	L6→L6		layer 2, upper layer 3, layer 5, layer 6 →layer 5, layer 6

アジェンダ

- 背景と目的
- 方法と結果
 - 標準ラミナ構造(標準LOI)の選定
 - 標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出
- 各投射要素に流れる信号の意味
 - サマリー

各均一サーキットにおける信号の意味

各均一サーキットにおける信号の意味

計算論的モデルの調査

既存の計算論的モデルでは、各ILPPに流れている信号にどのような意味付けをしているかを調査する

調查対象

• 大脳皮質間投射を扱った計算論的モデル:11件

調查内容

• 各モデルにおいてILPPに割り当てている信号の意味を文献内の文章お よび図より抽出・解釈

調查対象

- 1. Ichisugi, Y.: A Cerebral Cortex Model that Self-Organizes Conditional Probability Tables and Executes Belief Propagation, International Joint Conference on Neural Networks (2007)
- 2. Friston, K. and Kiebel, S. Predictive coding under the free-energy principle, Philosophical Transactions of the Royal Society B, **264**:1521 (2009)
- 3. Wang, X-J.: Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition, Physiological Reviews, **90**:3, 1195-1268 (2010)
- 4. Bastos, A.M. et al. Canonical microcircuits for predictive coding, Neuron, **76**:4, 695-711 (2012)
- 5. Shipp, S.: Neural elements for predictive coding, Frontiers in Psychology, **7**:1792 (2016)
- 6. Funamizu, A., Kuhn, B. and Doya, K.: Neural substrate of dynamic Bayesian inference in the cerebral cortex, Nature Neuroscience, **19**, 1682-1689 (2016)
- 7. Sacramento, J. et al.: Dendritic error backpropagation in deep cortical microcircuits, arXiv:1801.00062 (2017)
- 8. Yamakawa, H.: Revealing the computational meaning of neocortical interarea signals, Frontiers in Computational Neuroscience, **14**:74 (2020)
- 9. Vezoli, J. et al.: Cortical hierarchy, dual counterstream architecture and the importance of top-down generative networks, NeuroImage, **25** (2021)
- 10. Millidge, B. et al.: Predictive coding: Towards a future of deep learning beyond backpropagation, arXiv:2202.09467 (2022)
- 11. Salvatori, T. et al.: Learning on arbitrary graph topologies via predictive coding, arXiv:2201.13180 (2022)

信号の意味の抽出と解釈(例)

論文内の結合に関する図

→ は計算式から読み取った領野内の情報の流れ

信号に関する説明

- "λ(y_l) is the <u>results of the</u> <u>child nodes' recognition</u> with the use of mainly bottom-up information."
- "Z_X is used for the normalization of BEL(x) and also represents the degree of agreement between the predictions and
 - . <u>observations</u> in Node."
- ^{*} κ_(U_k)(x) is a <u>prediction</u> based on information from parent nodes"

observation

意味の抽出と解釈

precision

図・本文は[Ichisugi 07]より引用

抽出された信号の意味

SILPP					Nemekawa		Fris	ton related g	groups	10	0.01	
Dir.	Sourc e	urc Destin e ion		[Funamizu, 16]	[Yamakawa 20]	[Ichisugi 07]	[Friston 07]	[Bastos 12]	[Shipp 16]	[Sacramen to, 17]	[Millidge, 22] [Salvatori, 22]	[Vezoli, 21] ([Wang 10]
	L2/3A		L4	prediction	prediction			prediction error	precision			Gamma
	L3B	L3B		observation	- h m fi - m	observation	prediction		prediction			rhythm
			L4		observation	observation	error		error	prediction		
FF		0	L5	observation	observation	observation prediction error	prediction		prediction	error p	prediction	
		R	L6					error		error		
	L5		L4			precision	prediction	prediction			&	
			L5			precision	prediction	prediction				
	L2/3A	L1		prediction	prediction			prediction	precision		observation	
		l	_2/3A	prediction	(plannize)			error	precision]	(value)	
	L5	O R L2	12/34		precision		prediction				Beta	
FB			LZIJA			prediction	prediction	prediction	expectation	prediction		rhythm
	L6		L1					prediction	(prediction)			
			L6			prediction	prediction	prediction	expectation (prediction)			Beta rhythm
Thalamic pathway		thway		prediction error								

抽出された信号の意味

SILPP					Fris	Friston related groups				
Dir.	Sourc Destinat e ion	16 1/51 –	_+++土	w ト(ナ)と	 ノ下の4 ⁻		[Shipp 16]	[Sacramen to, 17]	[Milllidge, 22] [Salvatori, 22]	[Vezoli, 21] ([Wang 10]
	L2/3A L4		L2/3A	J 104			precision			Gamma
	L3B L3B	•	L3B L5				prediction error	prediction		rhythm
FF	O R L6		L6				prediction error	error	prediction error	
	L5 <u>L4</u> L5		言号の の bserv	味は?? ration ·	,				&	
	L2/3A L1 L2/3A		Predict Predict	ion ion errc	or		precision precision		observation (value)	
FB	L5 0 R L2/3A	- •	Precision or e	on Ise?			expectation	prediction		Beta rhythm
	L6L6	_					expectation (prediction)			Beta rhythm
Tha	alamic pathway		prediction error							

各計算モデルの位置づけ

アジェンダ

- 背景と目的
- 方法と結果

・サマリー

- 標準ラミナ構造(標準LOI)の選定
- 標準領野間ラミナ投射パターン(標準ILPP)の抽出
- 各投射要素に流れる信号の意味

サマリー

- 標準ILPP 計算モデルに適した標準LOIと標準ILPPを決定した。 FF 2/3A→4 - 先行研究のLOIに基づき、送信側の均一サーキット_{6要素} 3B→3B がLOIの要素ごとに一種となるように標準LOIを選 $3B \rightarrow 4$ 択した。 3B→5,6 5→4 - 複数の論理表現化した先行研究のILPPについての 5→5 論理積を連言標準形に変換して網羅性・詳細性を 2/3A→1 FB 両立した標準ILPPを得た。標準ILPPは、FF6要 5要素 2/3A→2/3A 素・FB5要素からなる。(右表) 5,6→2/3A 6→1 既往の計算モデルを調査・各信号の意味を抽出した。 6→6
 - 標準ILPPの観点から既存モデルを位置づけた

引用文献

- 1. 藤田潔, 渡辺雅彦: 大脳皮質, 脳科学辞典 (2021) doi:10.14931/bsd.2426
- 2. Dale Purves, et al. (eds) Neuroscience, Fourth Edition, Sinauer Associates, Inc.: Sunderland, MA. (2008)
- 3. Rockland, K. S. & Pandya, D. N. Laminar origins and terminations of cortical connections of the occipital lobe in the rhesus monkey. *Brain Res.* **179**, 3–20 (1979)
- 4. Felleman, D. J. & Van Essen, D. C. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb. Cortex* **1**, 1–47 (1991)
- 5. Shipp, S. Structure and function of the cerebral cortex. *Curr. Biol.* **17**, R443–9 (2007)
- 6. Solari, S. V. H. & Stoner, R. Cognitive consilience: primate non-primary neuroanatomical circuits underlying cognition. *Front. Neuroanat.* **5**, 65 (2011)
- 7. Markov, N. T. *et al.* Anatomy of hierarchy: feedforward and feedback pathways in macaque visual cortex. *J. Comp. Neurol.* **522**, 225–259 (2014)
- 8. Barbas, H. General cortical and special prefrontal connections: principles from structure to function. *Annu. Rev. Neurosci.* **38**, 269–289 (2015)
- 9. Rockland, K. S. What do we know about laminar connectivity? *Neuroimage* **197**, 772–784 (2019)

引用文献

- Chaudhuri, R., Knoblauch, K., Gariel, M.-A., Kennedy, H. & Wang, X.-J. A Large-Scale Circuit Mechanism for Hierarchical Dynamical Processing in the Primate Cortex. Neuron 88, 419–431 (2015)
- 9. Theodoni, P. et al. Structural Attributes and Principles of the Neocortical Connectome in the Marmoset Monkey. Cereb. Cortex 32, 15–28 (2021)
- 10.Edward H. Yeterian, Deepak N. Pandya, Francesco Tomaiuolo, and Michael Petrides. The cortical connectivity of the prefrontal cortex in the monkey brain. Cortex, Vol. 48, No. 1, pp. 58–81, 2012.
- Mary Kate P. Joyce and Helen Barbas. Cortical connections position primate area 25 as a keystone for interoception, emotion, and memory. The Journal of Neuroscience, Vol. 38, No. 7, pp. 1677–1698, 2018.
- 12.N. T. Markov, M. M. Ercsey-Ravasz, A. R. Ribeiro Gomes, C. Lamy, L. Magrou, J. Vezoli, P. Misery, A. Falchier, R. Quilodran, M. A. Gariel, J. Sallet, R. Gamanut, C. Huissoud, S. Clavagnier, P. Giroud, D. Sappey-Marinier, P. Barone, C. Dehay, Z. Toroczkai, K. Knoblauch, D. C. Van Essen, and H. Kennedy. A Weighted and Di- rected Interareal Connectivity Matrix for Macaque Cerebral Cortex. Cerebral Cortex, Vol. 24, No. 1, pp. 17–36, 09 2014.

引用文献

- 13. 山川 宏. 全脳アーキテクチャー 機能を理解しながら脳型AIを設計・開発する –. in 認知科学講座4 心をとらえるフレーム ワークの展開 (ed. 横澤一彦) 209–249 (東京大学出版会, 2022).
- 14. Ichisugi, Y.: A Cerebral Cortex Model that Self-Organizes Conditional Probability Tables and Executes Belief Propagation, International Joint Conference on Neural Networks (2007)
- 15. Friston, K. and Kiebel, S. Predictive coding under the free-energy principle, Philosophical Transactions of the Royal Society B, **264**:1521 (2009)
- 16. Wang, X-J.: Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition, Physiological Reviews, **90**:3, 1195-1268 (2010)
- 17. Bastos, A.M. et al. Canonical microcircuits for predictive coding, Neuron, **76**:4, 695-711 (2012)
- 18. Shipp, S.: Neural elements for predictive coding, Frontiers in Psychology, 7:1792 (2016)
- 19. Funamizu, A., Kuhn, B. and Doya, K.: Neural substrate of dynamic Bayesian inference in the cerebral cortex, Nature Neuroscience, **19**, 1682-1689 (2016)
- 20. Sacramento, J. et al.: Dendritic error backpropagation in deep cortical microcircuits, arXiv:1801.00062 (2017)
- 21. Yamakawa, H.: Revealing the computational meaning of neocortical interarea signals, Frontiers in Computational Neuroscience, **14**:74 (2020)
- 22. Vezoli, J. et al.: Cortical hierarchy, dual counterstream architecture and the importance of top-down generative networks, NeuroImage, **25** (2021)
- 23. Millidge, B. et al.: Predictive coding: Towards a future of deep learning beyond backpropagation, arXiv:2202.09467 (2022)
- 24. Salvatori, T. et al.: Learning on arbitrary graph topologies via predictive coding, arXiv:2201.13180 (2022)