脳の科学 第三回

担当：浅川伸一
brain_science@cis.twcu.ac.jp

神無月 10 日, 2008 年

1 第 1 章脳のシステム

1. 脳は作業を分担処理している 視覚の機能分化。体制感覚野におけるソマトセンサリー somato sensory マップ。個々のニューロンは興奮しているかしていないかの 2 状態しか表すことができないので、複雑な情報を表象しようとすれば分業体制が基本となる。

脳の機能分担
網膜と第一次視覚野 V1 の間には連続的な 1 対 1 対応が存在する retinotopy。鼓膜の周波数選択特性と第一次聴覚野 A1 との間にも対応関係が見られる tonotopy。同様に体表面の感覚と体制感覚野の間にも対応関係が見られる somatopy。図 2 も参照のこと。すなわち感覚器官と第一次感覚野との間の神経結合は、類似した刺激に対して皮質上の同じような位置に対応する受容野を持つことが知られている。このような 2 つの神経場間の連続的な結合関係のことを**トポグラフィックマッピング topographic mapping** と言う。

視覚野のトポグラフィックマッピングについては、さらに細かいことが分っていて任意の視覚位置に対して、眼優位性 ocular dominancy, 方位選択性 orientation selectivity, 色 などの情報が処理されるように規則正しく配列されている。これを**ハイパーコラム hypercolumn** 構造という。ハイパーコラムは、2 次元しかない皮質上に、2 次元の網膜位置、方位、視差情報 (立体視)、色情報処理などの多次元情報をなるべく効率よく処理しようとする生体情報処理の機構を表していると言える。このような構造は、大まかな構造は遺伝子によって決定されるが、細かい構造については神経回路の**自己組織化 self organization** によって達成されると考えられている。

運動実行系 脳幹・脊髄, 大脳皮質の運動野, 大脳皮質の補足運動野, 大脳皮質の運動前野

運動調整系 小脳, 大脳基底核

視覚情報処理系 大脳皮質の初期視覚野, what 経路, where 経路

統合系 大脳皮質の前頭前野

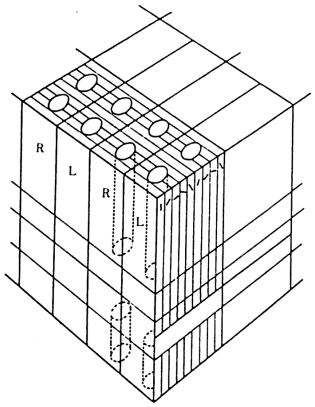

図 1: 第一次視覚野 V1 におけるハイパーコラム構造

2. 脳は私たちの生存のためにある

脳はヒトだけにあるのだろうか (p.22) 中枢神経系を持つという意味では、ミミズであろうが、軟体動物であろうが、人間であろうが同じ。脳は適応のために進化した器官である。

アメフラシの例は有名。電撃を加えてエラの引っ込め反射などを研究して、神経構造が単純なので研究しやすかった。

脳は生存に必要な行動を制御する (p.23) 神経系は個体の生存のために必要な行動を制御している。

単純なシステムの上に高度なシステムが (p.26) 単純なシステムとそれを制御するより高次のシステムとが共存している。

3. 外部環境を分析する

感覚情報処理班の出動 (p.27) Shape from X。shadow, binocular disparity, motion parallax, texture, etc. 視覚情報処理の一つの目標。二次元網膜像からの三次元の構造復元。それほど単純な問題ではない。

視覚情報処理システムをだます (p.29) 視覚情報処理の当然の帰結としての錯視。

街角でタクシーを探そう (p.30) edge の傾きと motion との統合。

微小部分を組み合わせて全体像を描き出す (p.32) 適度に複雑な図形特徴による分析、おばあちゃん細胞仮説の回避

脳活動のイメージング (p.33) 光イメージングによる側頭葉のパーツ処理

結びつけ問題 (p.36) 我々は分解されて組み合わせとして捉えられる感覚情報をどのようにして一つのものとして統合するのか。

演習 1.1 結合問題 *binding problem* について調べよ。いままでに結合問題に対してどのような解決方法が試みられているか。またそれらの解決方法は納得がいくか否かについて議論せよ。

4. **情報は選択されている 注意のメカニズム (p.37)** 選択的注意。視野の中心は周辺に比べて分解能が高い。注意のメカニズム。選択的注意。注意は「特定の情報処理だけを促進する」。注意の障害、半側空間無視。

物体像がたくさんあると応答はどうなるか (p.40) ある物体に「注意」を向けているときは、注意を向けた物体像に対する活動だけは、単独で視野にあるときと変わらないくらい強くなる。ポップアウト popout

p.41 ある物体に「注意」を向けているときは、注意を向けた物体像に対する活動だけは、単独で視野にあるときと変わらないくらい強くなる。

5. **いざ行動を起こさん** 運動の実行

運動前野： 刺激に誘発された運動パターンの生成。

補足運動野： 自発的な運動パターンの生成。

大脳基底核: 適切な運動要素の選択。

小脳: 誤差に基づく運動の調整。

自発的な行動 外部刺激によって誘発されるような運動（運動前野）。
自発的な運動（補足運動野）

滑らかな運動を実現する 小脳：誤差に基づく運動の調整。大脳基底核：適切な運動要素の選択。パーキンソン病とハンチントン舞踏病。パーキンソン病は運動の選択が強く働きすぎてすべての運動が抑制されてしまう状態で、ハンチントン舞踏病は余計な行動まで発現してしまっている状態。

運動の上達は一朝一夕にはいかない (p.47) よく学習したパターンのときには補足運動野。新規のパターンのときには運動前野。トレーニングによって運動を指令する役割が運動前野から補足運動野に移る。

私たちの行動には目的がある (p.48) 作業記憶 working memory 前頭前野の役割。タスクスィッチング。ウィスコンシンカードソーティング課題。

6. **注意と意識** ワーキングメモリーと前頭前野。作業切り替えとウィスコンシン・カード・ソーティング・タスク。

外部環境からの刺激に依存した注意の切り替え「受動的な注意」と「能動的な注意」刺激競合。注意のホースレースモデル。Ann Treisman の特徴統合理論

注意の源はどこか (p.53) 受動的な注意と能動的な注意

前頭前野は意識の切り替え役?(p.55) ストループ課題。帯状回前部が強く活動

意識と注意は同じものか?(p.56) DNA の二重らせん構造の発見で有名な Crick とその共同研究者 Koch は「第一次視覚野は視覚的意識を担わない」という仮説を提案した。彼らは、視覚的意識の機能を「行動を決定する脳部位に対して視覚世界のコンパクトな表現を最適な形式で提供すること」とし、第一次視覚野は「見る」ことに重要な役割を果たすが、視覚的意識を形成する神経活動には含まれていないと主張した。それは以下の知見による。

- 第一次視覚野は我々が知覚することのない視覚情報が存在する。Logothetis のサルの両眼視野闘争状況下における電気生理学的実験。Logothetis らは両眼分離提示実験でサルの視覚野のニューロンの活動を記録した。両眼視野闘争下で、知覚交代に応じてニューロンの発火頻度が変動するのであれば、そのニューロンは視覚的意識を担うシステムの一部である可能性が高いであろうという前提。逆に知覚に全く依存せず、刺激が物理的に提示されている限りニューロンの活動が維持されるのであれば、そのニューロンは視覚的意識との関連は低いと考えられる。サルは時々刻々と刺激が交代するのにあわせてレバーを操作することによって知覚を報告するように訓練された。結果、知覚交代時に一方の刺激が見え続ける時間感覚がサルとヒトとで一致していた。第一次視覚野では視覚信号によって活動が変化するニューロンの割合は少なく、高次の視覚野では知覚交代に応じてニューロン活動が変化する割合が多かった。
- 第一次視覚野には単眼性のニューロンが存在する (図 1 のハイパーコラムを参照のこと)。にもかかわらず、両眼分離提示条件で、どちらの目に与えられた視覚像であるかを正確に報告することができない。
- 第一次視覚野は意思決定の座といわれる前頭前野への直接の投射を持たない

第一次視覚野が意識システムに含まれないとすると、視覚的意識の座を脳の片隅に追いやることが可能となり、意識の局在説が正当化される。一方、意識には第一次視覚野の活動までもが含まれるということになれば、意識は脳全体を含むグローバルな処理過程が関与することになる。この仮説は論争を引き起こした。

意識のゆらぎと天気のゆらぎ (p.58) 意識の神経学的対応物 Neural Correlates of Consciousness(NCC)。意識の問題は近年大流行になった。我々に意識があることの進化論的、あるいは適応的な意味をかんがえてみるのも面白いかもしれない。

7. 鍵をにぎる神経細胞の配列とネットワーク

消化不良を起こした皆さんのために (p.60)

部位と部位との間は相互に作用している (p.62) 一般に、脳部位と脳部位の間の結合は双方向的であることを考えると、ある部位で何かが計算されてそれが次の部位に送られるという図式よりは、脳部位と脳部位がお互いに情報を交換する

ことによって、作業を行っているという風に考える方が自然。第一次視覚野では 1000 mm^3 を超える大きさがあるが、その中のわずか 1 mm^3 の中におよそ 10000 から 100000 の細胞があって、それぞれの細胞は周りのおよそ 1000 個の細胞から信号を受けている。
機能マップ。

学習と神経ネットワークの変化 (p.65) ひとつの部位から別の部位へ記憶や運動のパターンを転送するというのは、脳の働きのかなり本質的なことかも知れない。患者 H.M. の海馬除去されたてんかん患者。

脳の中の小人 (p.66) ホムンクルス問題。ペンフィールドのホムンクルス (侏儒) は体制感覚野、第一次運動野における皮質への電気刺激によってマップを描いた。ひとつのニューロンがになうことができる情報は制限されているため、体の中で敏感な場所、感度が要求される部位は皮質上で大きくなっていることに注意。

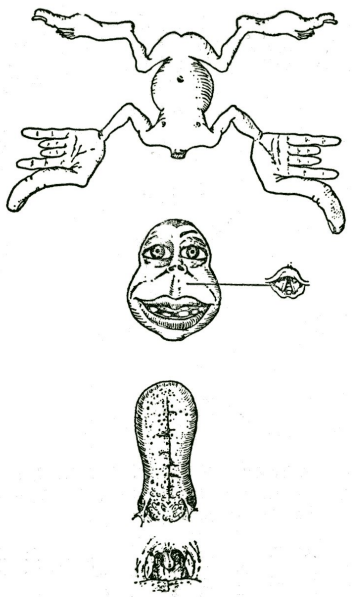

図 2: 感覚と運動の侏儒 (ホムンクルス)。ペンフィールドとラスミュッセン (1986) より

2 第 2 章脳の進化と心の誕生

2.1 脳の進化

階梯的脳の進化論 自然の階梯 Scala Naturae:生物には階層があり変化することはないとする中世的自然観。“脳の三位一体説 ”も Scala Naturae 的。は虫類脳、哺乳類脳、新哺乳類脳。

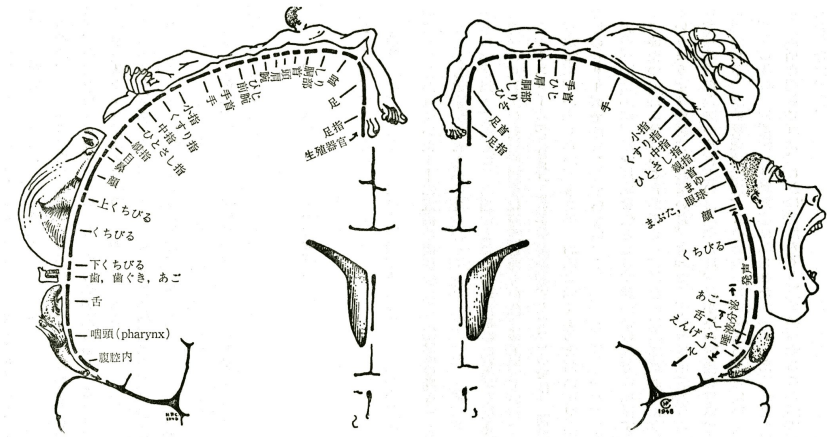

図 3: 左：感覚野におけるホムンクルス。右：運動野におけるホムンクルス

これまでヒトの脳活動に特有だと思われてきた知性が少なくとも一部分だけでも他の動物と同じ仕組みに支えられながら共有されていることを示唆する、Scala Naturae 的な考え方では説明のつかない現象。

脳の発生と部域特異化　発生における神経系の分化において、脳の各部分がそれぞれに特徴的な性質を帯びる過程を部域特異化と呼ぶ。

後脳において、特定の菱脳節 (りょうのうせつ) から特定の種類の運動神経が伸び出ていく仕組みは、昆虫において、特定の体節から特定の構造物、例えば翅とか脚とかが伸びていく仕組みと、分子メカニズムにおいて非常に似ているということがわかってきた。

2.2　ヒトと昆虫はどこまで共通しているか

ホメオティック遺伝子

ホメオティック遺伝子はショウジョウバエで 1976 年にエドワード・ルイスによって予測され 1983 年にドイツのゲーリングたちのグループによって発見された。

ホメオティック遺伝子とはある器官を作るために必要な多くの遺伝子のスイッチをまとめて入れる働きを持つ遺伝子のこと。

羽などの器官を作るためには一つの遺伝子でなく、複数の遺伝子が働いているはずである。したがって、平均棍があるべき所に羽が生えるということは、平均棍を作るのに必要な複数の遺伝子の代わりに、羽を作るのに必要な複数の遺伝子が働き羽を作ってしまったということである。

突然変異とは低い確率で、一つの遺伝子に変化が起こることである。偶然、平均棍を作る複数の遺伝子に同時に突然変異が生じ、羽を作る複数の遺伝子に変化する可能性はほとんどゼロである。

そこでルイスは少数の親玉の遺伝子があると仮定し、その遺伝子にホメオティック遺伝子と名付けた。

http://seibutunomu.hp.infoseek.co.jp/community1/jisshi01/5kai/5shiryou2.html より

遺伝子の並びと、それぞれの遺伝子が制御している体の部分とが同じ順番で並んでいる状態のことを共直線性という。

ホメオティック遺伝子群は、発現制御領域の並び方も含めて、体の前後の軸に対して共直線性を保っている。

すべての脊椎動物のゲノムの中には、類似した遺伝子群が同じ順番でゲノム上に並んでいることが明らかになってきた。

2.3 保存された遺伝子群

ツールキット遺伝子は種を超えて共通。pax6 の遺伝子産物が、ハエの組織を複眼にするためのマスタースィッチとして働く。すなわち、マウスの眼もハエの複眼も、きわめて類似したツールキット遺伝子によって作られ、しかも、ハエとマウスとの間で、似た役割を果たすツールキット遺伝子どうしで互換性がある。同じツールキット遺伝子でも、それが働く動物種が異なれば、それによって支配される標的遺伝子の組み合わせが変わるため、できてくる構造は、動物種ごとに異なる固有のものになる。

種を越えて保存されている脳の初期神経回路網

脳の中にも動物種を越えて保存されている構造がある。

脳のでき方は、少なくとも発生初期の過程までは、全脊椎動物を通じて高度に保存されている。

2.4 心の起源

情動「環境の変化に応じて、固体の内部環境が、常に生存により適した状態になるように、行動を制御するために、進化が編み出した脳のしくみ」

情動は動物種を越えて共通した脳の機能。情動は、先天的記憶（系統学的記憶）によっても影響を受ける（うーんこうやって言っちゃって良いのかなー）。

クリューヴァービューシー症候群。ウルバッハヴィーテ病。扁桃体に異常があると恐怖心の表情だけは描くことができない。

扁桃体は外界の状況が、生体の生存に好ましいか好ましくないかという情動的価値判断を行い、それに応じた行動を誘発するための信号を、脳の他の部分に送り出す中継核として働く。

海馬と記憶

モリスの水迷路実験。

2.5　心を生み出す神経回路

海馬と扁桃体を介して情動的価値判断を伴った情報を脳の中に記憶として蓄える。この価値観が行動の規範として働くことによって、次の行動が規定される。皮質・基底核・視床ループ

直接経路:皮質 $\overset{+}{\rightarrow}$ 線条体 $\overset{-}{\rightarrow}$ 淡蒼球内節 $\overset{-}{\rightarrow}$ 視床 $\overset{+}{\rightarrow}$ 皮質 = 興奮性。

間接経路: 皮質 $\overset{+}{\rightarrow}$ 線条体 $\overset{-}{\rightarrow}$ 淡蒼球外節 $\overset{-}{\rightarrow}$ 視床下核 $\overset{+}{\rightarrow}$ 淡蒼球内節 $\overset{-}{\rightarrow}$ 視床 $\overset{+}{\rightarrow}$ 皮質 = 抑制性。

扁桃体の基底部を介した情動的価値判断の情報と、海馬を介した周囲の状況に関する情報は、それぞれ視床終線、脳弓という経路を介して、大脳基底核の一部である側坐核に入力する。側坐核は、腹側線条体に属し、皮質、腹側淡蒼球、視床との間で、皮質・基底核・視床ループを構成する。

側坐核では、海馬や扁桃体からの入力を受けた神経細胞は興奮しやすい状態になる。このとき、皮質から入力を受けると、この神経細胞は興奮し、腹側淡蒼球へと信号をつなげることができ、この神経細胞が関わる皮質・基底核・視床ループを活性化する。側坐核の神経細胞は、海馬や扁桃体からの入力によって閉じたり開いたりする、特定の皮質・基底核・視床ループだけを活性化するターゲッティング・スイッチとして働いている可能性。

行動プログラムの成立におけるドーパミン神経細胞の役割腹側被蓋野と黒質にあるドーパミン神経細胞から、大脳皮質、基底核に軸索が伸びていて、「批評家つき強化学習」の回路を形成している可能性。「行動を起こすとき、得られる期待（報酬）の量と行動を行った結果実際に得られた量との誤差（予測誤差）に応じて興奮し、興奮の度合いに比例して、行動を起こすのに関与した神経結合のシナプス伝達効率を向上させる。

脳は、周囲の状況の変化に応じて自動的に行動のプログラムを変更できるコンピュータである。扁桃体や海馬を介して側坐核に入力される情動的価値判断を伴った周囲の状況に関する情報は、普段は、皮質・基底核・視床ループに蓄えられた行動プログラムを選択し始動させるためのきっかけとして働く。ところが、予想外の事態が怒ってドーパミン神経細胞が興奮した場合は、予想外の事態に新たに対応するために、行動のプログラムを書き換えるために使われる。ドーパミン神経細胞は、期待と現実との差に応じて興奮し、この差が小さくなるように、皮質・基底核・視床ループの行動プログラムを書き換える。

2.6　行動プログラムの書き換え

皮質・基底核・視床ループに蓄えられる行動のプログラムは、経験に基づいた学習の結果、蓄えられたり書き換えられたりするだけであなく、ゲノムにあらかじめ書き込まれている情報によっても影響を受ける。

動物の発達のごく初期に成立した行動プログラムが、一生にわたって維持される例＝インプリンティングなど

2.7　ヒトの脳はなぜ進化したのか

ヒトの脳は、異なった種類の情報に対処するための行動プログラムを蓄えるために、異なる複数の皮質・基底核・視床ループを持つ、並列コンピュータ。

皮質・基底核・視床ループの並列的増加によって、単純な入出力だけでなく、抽象的な思考や予測など高度な能力も進化させていった。

2.8　脳と心の研究の行方

還元主義的アプローチによる心の研究進化の過程で高度に保存されたメカニズムは、それ自身の根本の構造を変えないで、その仕組みの制御下におかれているものの組み合わせを修正することで高度な多様性を許容する。

哺乳類の脳のプロトタイプとしての魚の脳。哺乳類と魚類の間でも、対応する終脳の部位同士で、行動の学習における機能が保存されている。