

脳の科学 第二回

担当：浅川伸一

brain.science@cis.twcu.ac.jp

神無月 03 日, 2008 年

脳の構造については <http://www9.biostr.washington.edu/da.html> などの対話的なアトラスが良くできていて参考になる。

1 脳の微細構造

典型的な**神経細胞 neuron** の模式図を図 1 に示した。脳はニューロンという基本単位か

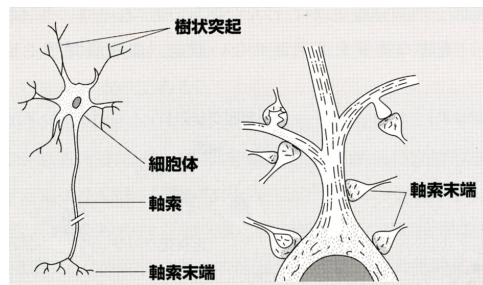


図 1: Neuron の模式図。

らできており、大脳皮質にはニューロンが 100 億あるとも 140 億あるとも言われている。これらのニューロンは相互に結合されている。ニューロン同士の情報のやり取りはニューロン間を流れる電気的な信号による。ニューロンが他のニューロンからの刺激を受けて活動することを発火 fire したと言う。このことを**活動電位 action potential**と呼ぶ。静止状態ではニューロンの細胞膜を境として細胞の内外で電位差があるこれを**静止膜電位 resting potential**という。ニューロンの内側の電位は外側よりもおよそ 70 mV 低い。静止膜電位の形成には 4 種類のイオンが関与している。 Na^+ , K^+ , Cl^- とさまざまな陰性電荷をもつタンパク質イオンである。 Na^+ と Cl^- 濃度はニューロン細胞外が高く、 K^+ 濃度は細胞内が高い¹。

¹1952 年、Alan Hodgkin と Andrew Huxley はそれぞれイオン Na^+ , K^+ , Cl^- の濃度勾配によるニューロンの細胞膜の動作方程式を提唱した。これにより二人は 1963 年ノーベル生理学賞を受賞している。

ニューロンの主細胞体からは紡錘状に突起が出ており、樹状突起と呼ばれている。樹状突起は他のニューロンから刺激を受け取る。刺激は興奮性の場合と抑制性の場合がある。あるニューロンに集まる興奮性の刺激と抑制性の刺激とのバランスによって、そのニューロンの活動が決まる。このバランスが細胞体を十分に興奮させたときにはニューロンは活動閾値に達し発火する。そうでなければ発火しない。この発火の仕方は **all or nothing 悉無律** に従うと呼ぶ。すなわちニューロンが強く発火したり弱く発火したりできないことを意味している。ニューロンが強く反応する場合にはより数多く発火しなければならない。

ニューロンが発火すると活動電位 (スパイクとも言う) が細胞体から軸索を伝わって下降する。軸索の電位が終端まで到達すると、終末部に蓄えられている化学物質 (神経伝達物質 neurotransmitter) が放出される。ニューロンの結合部分のことをシナプス synapse という。神経伝達物質はシナプス間隙を拡散し、連結しているニューロンの受容膜にある特異的受容体分子と結合する。

神経伝達物質には、アドレナリン adrenaline² (エピネフリン epinephrine), ノルアドレナリン noradrenaline³ (ノルエピネフリン norepinephrine), ドーパミン dopamine⁴, セロトニン serotonin, アセチルコリン acetylcholine⁵, GABA などが挙げられる。GABA は抑制性の神経伝達物質でありドーパミンは興奮性の伝達物質である。

シナプス後ニューロンの細胞膜に脱分極 depolarization (膜電位の減少-) を生じるか、過分極 hyperpolarization (膜電位の増大+)。ニューロンはその細胞膜にあるイオンポンプの作用でマイナス (約 -70 mV) に帯電しているが、脱分極は、それによってニューロンの発火する可能性が高くなるために **興奮性シナプス後電位 Excitatory PostSynaptic Potential (EPSP)** と呼ばれる。一方、シナプス後膜の過分極はニューロンの発火を抑制するので **抑制性シナプス後電位 Inhibitory PostSynaptic Potential (IPSP)** と呼ばれる。

1 個のシナプスで生じたシナプス後電位は、通常、シナプス後ニューロンの興奮発火にほとんど影響を与えない。ほとんどのニューロンでは入力部位に数千のシナプスがあり、そのニューロンが発火するかどうかはそれらの活動の総和によって定まる。ニューロン細胞膜の特定の入力部位に到達した神経伝達物質の作用によって生じた様々な大きさの EPSP と IPSP は、すばやく、そして減衰しながら軸索小丘に伝わる。もし軸索小丘に到達した脱分極と過分極のある瞬間における総和が **興奮のしきい値 threshold of excitation** (通常 -65 mV) を越えるほどに脱分極させると軸索小丘に **活動電位 action potential** が発生する⁶(図 2)。すなわちニューロンは到達する信号を空間的、時間的加算統合して発火するか

² アドレナリンの作用は、交感神経が興奮した状態、すなわち「闘争か逃走か」のホルモンと呼ばれる。動物が敵から身を守る、あるいは獲物を捕食する必要にせまられるなどといった状態に相当するストレス応答を、全身の器官に引き起こす。

³ ノルアドレナリンはシナプス伝達のためにノルアドレナリン作動性ニューロンから放出される神経伝達物質である。ストレス・ホルモンの 1 つであり、注意と衝動性 impulsivity が制御されている人間の脳の部分に影響する。アドレナリンと共に、この化合物は闘争あるいは逃避反応を生じさせて、心拍数を直接増加させるように交感神経系を動かし、脂肪からエネルギーを放出し、筋肉の素早さを増加させる。

⁴ ドーパミンは中枢神経系に存在する神経伝達物質で、アドレナリン、ノルアドレナリンの前駆体でもある。運動調節、ホルモン調節、快の感情、意欲、学習などに関わる。セロトニン、ノルアドレナリン、アドレナリン、ヒスタミン、ドーパミンを総称してモノアミン神経伝達物質と呼ぶ。またドーパミンは、ノルアドレナリン、アドレナリンと共にカテコール基をもつためカテコールアミンとも総称される。医学・医療分野では日本語表記をドパミンと表記している。

⁵ アセチルコリンは自律神経の内、副交感神経を刺激し、脈拍を遅くし、唾液の産生を促す活性がある。

⁶ 活動電位は 1 ms(1000 分の 1 秒) ほど持続し、-70 mV から +50 mV に変化する。

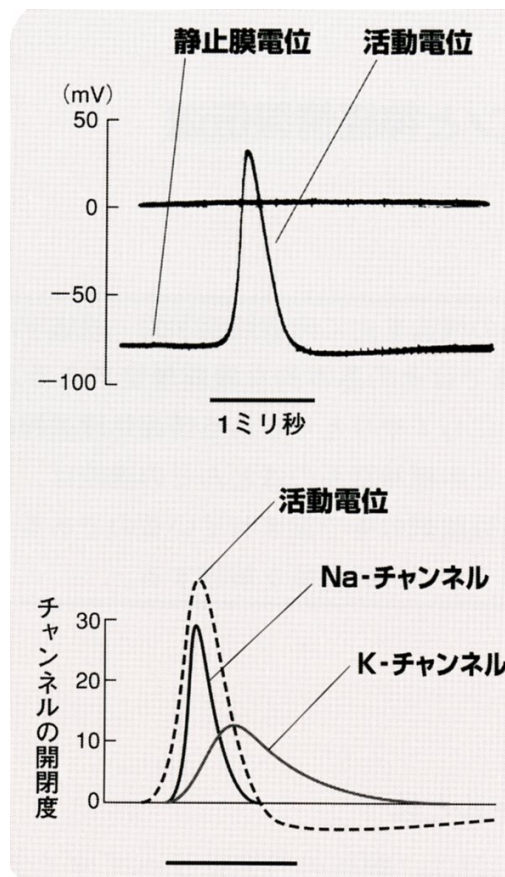


図 2: 上: 膜電位と活動電位の変化、下: Na^+ および K^+ 透過性の変化。村松 (2002) より

どうか定まっている。

活動電位の発生から約 1 ms から 2 ms の時間、次の活動電位が不可能な時期が存在する。これを**絶対不応期 absolute refractory period**と呼ぶ。絶対不応期に続いて**相対不応期 relative refractory period**があり、この時期には通常よりも強いレベルの刺激があった時にのみ再びニューロンが活性化する。

位相差顕微鏡や干渉顕微鏡写真を使って培養されたニューロンのシナプス形成過程をビデオ撮影するとシナプスが樹状突起や細胞体の膜とくっついたり離れたり、細胞表面を移動したりしている様子を観察することができる。すなわちシナプスは固定化されたものではなく絶えず変動しているものである。また、軸索終末部の成長をみると先端部の成長円錐と呼ばれている部分はアメーバのようにいろいろと形を変え、枝分かれをしながら、いろいろなニューロンにシナプスを伸ばしたり引っ込めたりしている様子が分かる。我々の認識が一回ごとに異なる理由、一回一回捉え方が気まぐれに変わるかのようなことはこのニューロンの変動性に起因しているのかもしれない。

2 神経情報の伝達様式

ニューロン間を伝達する活動電位が神経情報を構成し、我々の認識の基礎になっている。個々のニューロンにところが宿るという認識は正しくない。ニューロンのつながり方と、そこを流れる電氣的信号によってところが形成されていると見なす方がより正確である。これはニューロンという脳のハードウェアだけを観察することでは決して我々のところ、すなわち広範な精神活動全般を理解することはできず、ニューロン間で伝達される信号の流れ方というソフトウェアも含めて解明して行かなければ、ところの真の理解には到達し得ないことを表している。

神経情報の媒体は活動電位である。活動電位の振幅やパルス幅はどの部位のニューロンでもほぼ同じである。また活動電位が生じなければ情報を伝達することはできない。それでもニューロンが情報を伝達している方法にはどんなものがあるのだろうか。

チャンネルコーディング channel coding: ニューロンはそれぞれ別個の情報をになっている。感覚神経はそれぞれ別の感覚情報を伝達しているという説。

頻度コーディング frequency coding: 単位時間あたりに発生する活動電位の頻度が情報を担っているとする説。刺激の強さと発火頻度の間に相関が認められる。

ポピュレーションコーディング population coding: 個々のニューロンの発火頻度だけでなくニューロン集団全体の発火頻度が情報を担っているとする説。

インターバルコーディング interval coding: ニューロンの発火頻度そのものではなく、活動電位と活動電位の間のインターバルが情報を担っているとする説。

2.1 スパースコーディング

近くにあるニューロンは同じ情報を担っている、すなわち近傍のニューロンは互いに重なる受容野 receptive field を持っている。第一次視覚野の**方位選択性コラム**や**眼球優位性コラム**などが発見されており、コラムは整然と配列されており**ハイパーコラム**を形成している。だが、例えば顔に応答する上側頭回のニューロンが手やその他の物体にも応答する例が見つかっている。このことから、「一つのコラムは一種の機能集団ではあるが、一つの情報に独占的に表現する単位ではなく、複数のコラムによる複数のコラムによる特定の集合パターンが一つ情報を担っているとする説が生まれた。これがスパースコーディング sparse coding 説とよばれる仮説である。

3 第1章脳のシステム

3.1 脳の外形

3.2 脳の機能分担

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

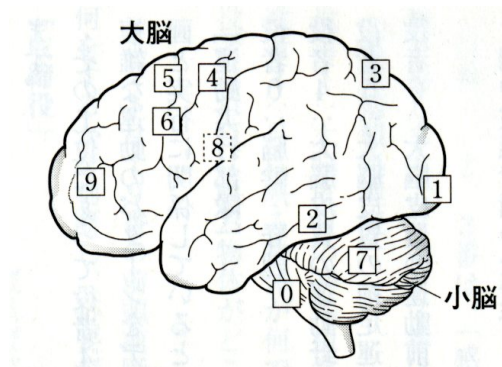


図 3: 教科書 p.19. 視覚情報処理 (1. 初期視覚野, 2.what 経路, 3.where 経路), 運動系 (0. 脳幹・脊髄, 4. 運動野, 5. 補足運動野, 6. 運動前野), 運動調整系 (7. 小脳, 8. 大脳基底核), 前頭前野

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

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。

教科書 p.23 からのカエルの例はおそらく勘違い。

カエルの網膜神経節細胞の応答特性：直径 1 度程度の黒い円板を受容野内で前後に急速に動かすときもっとも強く活性化される。

このときカエルは視標の方を向き、飛び上がったたり噛みついたする摂食反応を繰り返す。「虫検出器」。これらの細胞は光の強度が大きく変化しても同じ引き金の特徴に反応し続ける。**各単一の神経細胞はこれまで考えられてきた以上にはるかに複雑で微妙な課題を遂行できる** (マー「ビジョン」p.12)

そしてウサギの網膜には、明らかにタカ検出器と言えるような (なぜなら頭上で旋回し、えさを狙っているタカのパターンに鋭く反応するから) さまざまな能力を持つ装置がつまっている。(マー「ビジョン」p.35)

単純な処理システムの上に高度な処理システムがあり、上位システムが下位システムをコントロールしている。

3.3 外部環境の分析

shape form X, 適応システムの結果としての錯視、

教科書 p.34 の「光を使った方法を使えば、より高い空間分解能で脳の活動を測ることができます。」はおそらく「より高い時間分解能」の誤り。NIRS (近赤外線分光法) は空間分解能が劣るが時間分解能に優れている。what 経路で視覚情報処理がパーツごとの分析を行っている。

教科書 p.36 結びつけ問題

結合問題 binding problem. 教科書 p.36 感覚情報を適度な複雑さの特徴に分解して、その組み合わせとして捉える場合に、最終的に感覚情報をどのようにして一つのものとして統合するかという問題。

演習 3.1 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。

3.4 情報の選択

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、半側空間無視の例。

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。
「ポップアウト」

3.5 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。

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

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。