

脳の科学 第2回

担当：浅川伸一

2009年10月09日

10月30日は休講

1 大前提

「心」のすることはすべて、究極的には脳の構成要素の相互作用として説明できる。
脳の正常な機能も疾患における脳の異常もすべて、たとえどんなに複雑でも、究極的には脳の基本要素とその機能で説明できる

—新脳の探検上、ブルーボックスより

そこには中世的なオカルティズムも行動主義心理学のように心をブラックボックスとして、その内容に踏み込むことを避けるといった思考的怠慢もない。

この授業では科学者たちの知的冒険の記録、人間の不思議への挑戦を訪ねる旅をしてみたい。究極的には、人間の意識とは何か。意思というもののどうやって作られるのか、言語ってどうやってできたのか、という問いに答えることを試みる。

2 脳の構造

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。

左：middle frontal gyrus:中前頭回, precentral sulcus:中心前溝, superior frontal gyrus:上前頭回, precentral gyrus:中心前回, central sulcus:中心溝, opercular part of inferior frontal gyrus:下前頭回弁蓋部, triangular part of inferior frontal gyrus:下前頭回三角部, orbital part of inferior frontal gyrus:下前頭回眼窩部, superior temporal sulcus:上側頭溝, lateral sulcus:側頭溝, orbital gyri:眼窩回, temporal pole:側頭極

右：post central gyrus:中心後回, post central sulcus:中心後溝, superior parietal lobule:上頭頂葉, angular gyrus:角回, supra marginal gyrus:縁状回, middle temporal gyrus:中側頭回, cerebellum:小脳, inferior temporal gyrus:下側頭回, pons:橋, medulla:脊髄

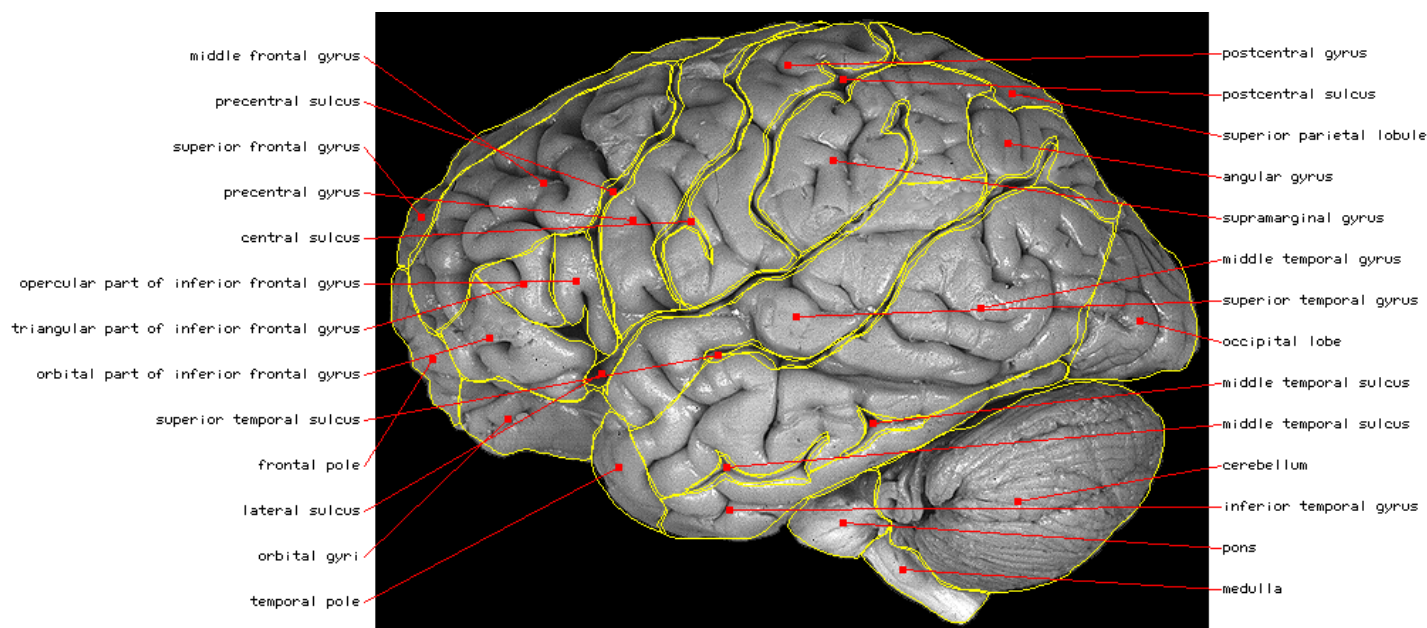


図 1: 脳の概観

3 マクリーンの脳の三層構造説

アメリカのポール・マクリーン (Paul MacLean, 1913-) は、人間の脳の構造と行動様式を、生物の進化の過程と動物の原始的な本能から説明することを試みて、脳の三層構造説の仮説を提示した。マクリーンによれば、人間の脳は「は虫類脳 → 旧哺乳類脳 → 新哺乳類」の順番で進化し、機能を複雑化させ高度化させてきたことになる。マクリーンの理論に触れる場合に、犯しやすい誤謬に「脳の構造の複雑化」を「種の優越性の証明」とする進歩主義の誤りがある。進化生物学という自然科学領域に留まる限りにおいて、脳の構造に価値判断としての優劣はなく、ただ構造と機能の差異に基づく環境適応能力の高低があるだけである。

---http://charm.at.webry.info/200506/article_5.html より

1. **は虫類脳 (reptilian brain)** 進化の時間的過程において最も古い年代に発生した脳器官である。自律神経系の中枢である脳幹と大脳基底核より成り立つ。心拍、呼吸、血圧、体温などを調整する基本的な生命維持の機能を担い、は虫類に特徴的な自分のテリトリー（縄張り）の防衛意識などを発生させる。種の保存というよりも自己保全の目的の為に機能する脳の構造部位である。
2. **旧哺乳類脳 (paleomammalian brain)** は虫類脳に次いで進化した脳器官で、海馬、帯状回、扁桃体といった“大脳辺縁系 (limbic system)”から成り立つ。個体の生存維持と種の保存に役立つ快・不快の刺激と結びついた本能的情動や感情、行動につながる動機を生起させる機能を担い、危険や脅威から逃避する反応、外敵を攻撃する反

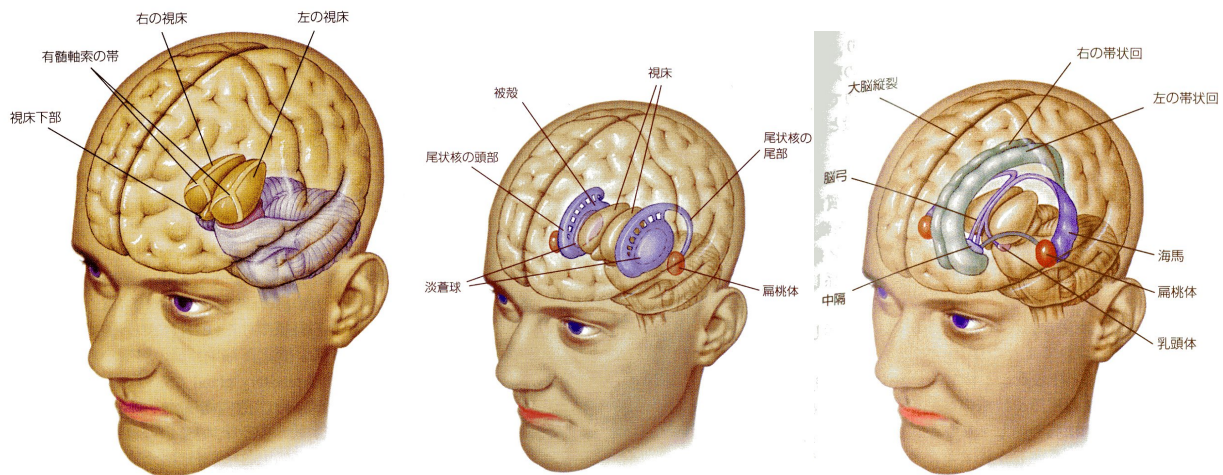


図 2: 脳の内部構造

応を取る原始的な防衛本能を司る脳の構造部位である。大脳辺縁系は、本能的に遂行される「種の保存の目的＝生殖活動」を司る部位であり、自己の遺伝子を継承する為の情動的評価に基づく社会的活動や集団行動を行い、無力な子の育児や保護を行う母性的な欲動・本能の源泉でもあるとされる。

3. 新哺乳類脳 (neomammalian brain) 最も新しい年代に発生した脳器官であり、大脳新皮質の両半球（右脳・左脳）から成り立つ。言語機能と記憶・学習能力、創造的思考能力、空間把握機能などを中軸とする高次脳機能の中核である。ヒトと高等哺乳類において特に発達した知性・知能の源泉でもある。マクリーンの仮説では、新哺乳類脳は、最も高次の階層構造として最も高度で複雑な情報処理を行う部位であるとされるが、大脳新皮質単独では高度な情報処理を行うことはできず、大脳辺縁系や脳幹、小脳などと相補的に協調し連動しながら高次な精神機能を実現していると考えられる。

しかし、マクリーンの三層構造説は、自然の階梯（ラテン語で *Scala Naturae*）の中世的世界観であり古めかしい感じは否めない。すなわち、生物には階層があるとする中世的自然観である。

西洋のキリスト教的な生命観では、あらゆる存在は、鉱物 → 植物 → 魚 → 鳥 → 哺乳類 → 人 → 天使 → 神という階層に断続的に分けられており、階層を超えて生き物が変化することは不可能だと考えられてきた。このような考え方は、19 世紀にチャールズ・ダーウィンが、生命が連続的に少しずつ変化するという進化論を提唱するまで根強く信じられてきた。

—脳研究の最前線，ブルーボックスより

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も多数ある。

とはいえ、生物種間の差異に注目すると、精神機能では人間以上複雑な生物種は存在しない。言語的機能に支えられた知性や自我意識の存在などは、自然界における「ヒトという種の特異性」を示しているともいえる。マクリーンの三層構造説は脳科学のモデルとして性格とは言い難いが、脳の構造と進化を大まかに知るには便利な仮説である。

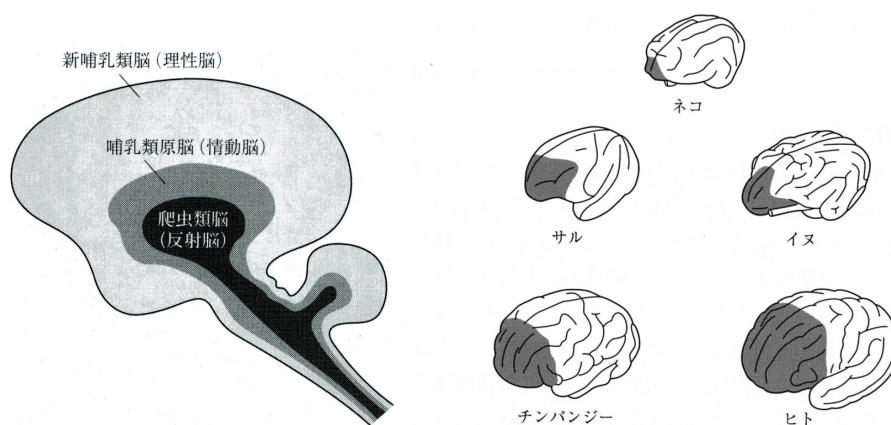


図 3: マクリーンの三層構造説（左）と前頭葉の面積（右）

4 脳の微細構造

典型的な**神経細胞 neuron** の模式図を図 4 に示した。脳はニューロンという基本単位からできており、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。

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

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。

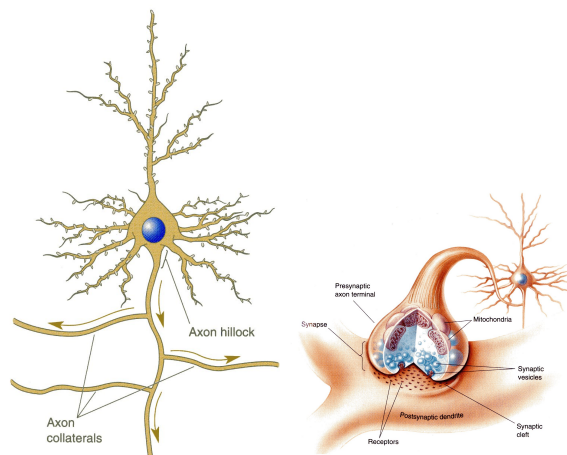


図 4: Neuron の模式図。

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 (γ -アミノ酪酸 (ガンマ アミノらくさん) gamma-aminobutyric acid の頭文字) 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、

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際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ー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。

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 5)。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。

5 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、そこを流れる電気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。

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。

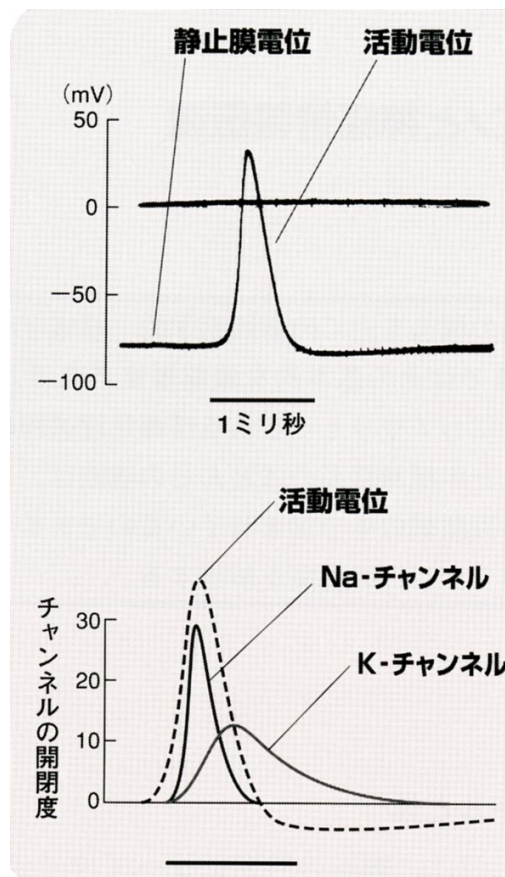


図 5: 上：膜電位と活動電位の変化、下： Na^+ および K^+ 透過性の変化。村松 (2002) より

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。

スパースコーディング sparse coding: 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、一つの情報を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の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。

演習 5.1 我々の認識はニューロンによってどのようにコーディングされているのだろうか。講義で取り上げたチャンネルコーディング、頻度コーディング、ポピュレーションコーディング、インターバルコーディング、スパースコーディング、あるいはその他のコーディング方法によってコーディングされているとすると、どのように考えれば、我々の認識と合致するのだろうか、言い換えれば、ニューロンはどこまで心を体現できているのだろうか、という問いに対して思うところを述べてください。もちろん正解はある (脳が認識を実現していることは確かなので....) けれど、まだ知られていない (可能性でしかないものでどれが正解かわからない)。

解答はメーリングリスト BrainScience2009@ml.twcu.ac.jp 宛に送信すること。その際、メールの件名は「20091009-自分の学生番号」とし、必ず自分宛に Cc: すること。提出期限は 10 月 16 日 09:00。

独創性を重視するので、先に書けば書くほど有利。後から答えるものは、かならず今までに投稿された答えを良く読んで、その考え方をふまえて解答を書くこと。先に提出したものでも、意見に変更がある場合には再投稿しても良い。

6 認識の原点

錯視は、多くの健常者が一貫して経験する刺激の錯誤である。視覚は我々の背後にある視覚系のメカニズムに対して手がかり与えてくれる視覚系の特徴的な誤りなのである。

まずは有名なランダムドットステレオグラムを見てみよう。図 6 には何が見えるだろうか。

ランダムドットステレオグラムの例から、我々の**視覚系は膨大な量の「計算」**を行っていることがわかる (対応点問題の解決)。この計算とは何なのか、具体的にはどのような計算をしているのか、計算の詳細を検討することで、我々の視覚系もっている特徴を浮かび上がらせることができる。ランダムドットステレオグラムの例では、両眼視差からの奥行きを計算することである。すなわち、この両眼視差のデモから、人間は形態認識をする前に、両眼視差の計算が先で、その結果として輪郭を認識していることが分かる。しかもこの**「計算は無意識的に行われる」**らしい。ランダムドットステレオグラムは、両眼視差だけで奥行きの計算ができることを示している。奥行き以外にも、運

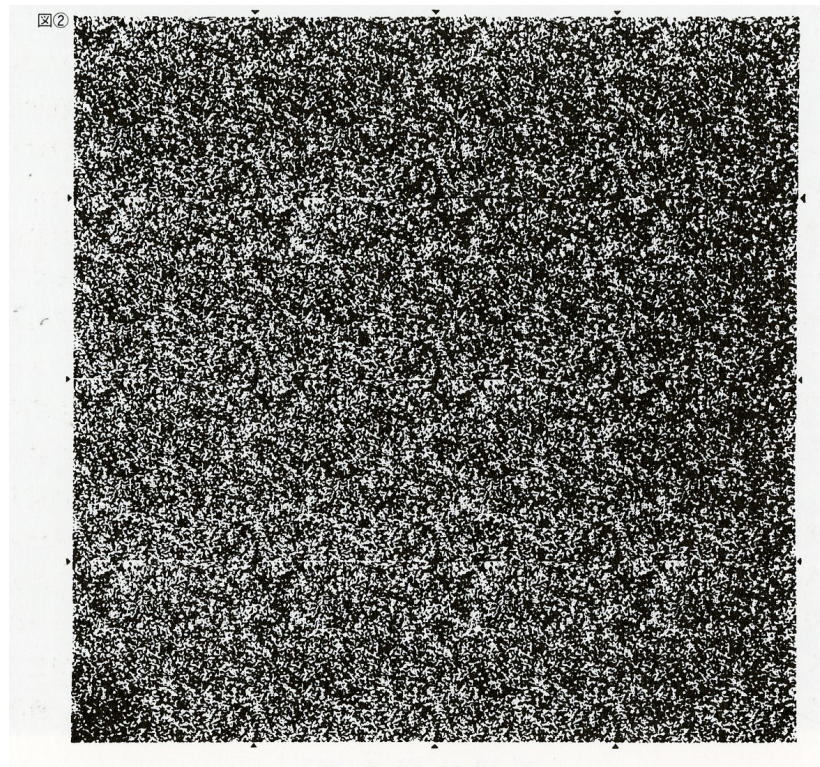


図 6: ランダムドットステレオグラム

動視差，陰影，遮蔽，色，などの3時限情報への手がかりある。デビッド・マーは視覚系の計算目標は，不完全な2次元情報から3次元形状の復元にあるとした。

脳科学研究者，知覚心理学者，視覚情報処理を研究している認知科学者は，ランダムドットステレオグラムや錯視図形に興味を持つ。これは数学の応用問題を解くことに似ている。我々は数学の問題を間違えたとき，初めてどこのやり方がまずかったのかが分かる。これと同じように，ランダムドットステレオグラムや錯視は我々の認識がカメラのような簡単なものではなく，複雑な機構が幾重にも重なり合った興味深いものであることを教えてくれる。

6.1 ランダムドットステレオグラムの見方

3つの目印点を4つに見えるようにし，中央の点が重なるようにする。その状態で目をなるべく動かさないようにして，刺激を見る。ランダムドットステレオグラムに触発されて，さまざまな手法が開発された。

次の図を見てみよう。この図はネオンカラスプレディング効果に両眼視差を加えたものである。何が見えるだろうか。ネオンカラスプレディング効果のデモは，我々の

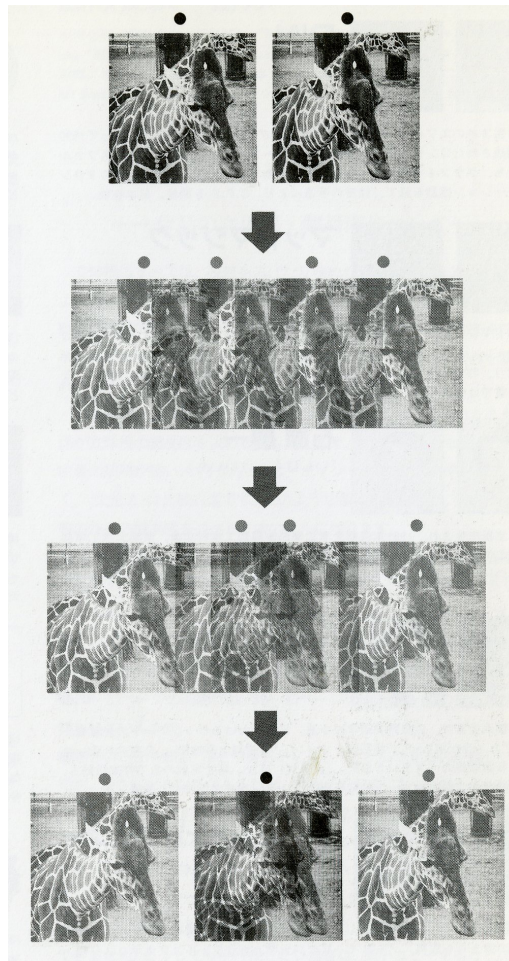


図 7: 立体視の見方

視覚系のうち形態情報を伝える色のチャンネルが細かい輪郭までは伝えていないことを例示している。

もっと一歩突っ込んだ言い方をすると、我々の認識は外界からの情報をただ受け取って処理しているのではなく、さまざまなプロセスが生じ、その中では必然的に視覚の誤りが出てくる。いわば我々の認識は我々に都合の良いように外界の情報を変形して受け取っているのである。認識とは受動的なプロセスではなく、むしろ、能動的な適応システムなのである。錯視はこのことを雄弁に物語ってくれる。

錯視は決して幻覚やトリックではなく、適応システムの結果としての必然的に生じる効果なのだと言える。

我々の認識とは、外界からの情報を、過去の学習結果と照合して解釈することだと言える。脳は過去の経験から物体の形を記憶しており、物体の輪郭と過去の経験とを比べることによって物体を認識すると考えられている。ところが、コンピュータに物体を認識さ

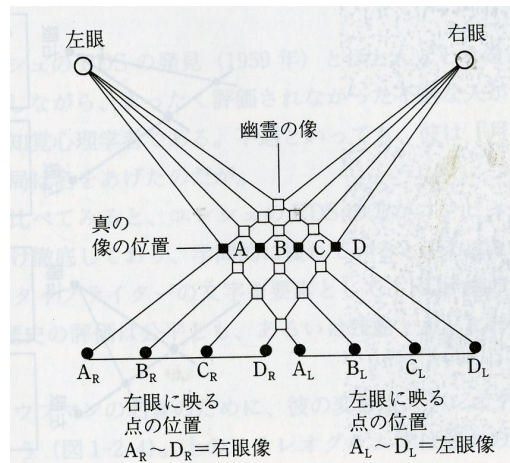


図 8: 対応点問題と RDS で視差の関係

せようとするとは非常に困難であることが分かる。

それでは我々が目で見てものを認識するのはどのような作用によるのであろうか。答えは単純で「眼がカメラに似た構造になっているからだ」というものである。事実眼には調節可能なレンズがあり、フィルムにあたる網膜もある。この考え方の元をたどると、心身二元論で有名なデカルトに行き着く。彼は「人間論」という著書の中で、脳内の松果体という組織で網膜に与えられた刺激が精気を得イメージを形作る。精気が組織化されてイメージを形作る、それが眼で見た知覚体験に対応するという。

しかし、このような観念は現代的視点から見ればまったくナンセンスである。かくして、ダマジオはデカルトの説を否定し、ソマティックマーカー仮説を展開した。

ソマティック・マーカー仮説：

エリオットを詳しく調べた脳科学者ダマジオは、こうした意思決定における障害の生じるメカニズムに関し「ソマティック・マーカー仮説」を提唱しています。この仮説は次のようなものです。まずこのソマティックという用語ですが、ダマジオは情動、動機づけには常に身体的、内臓系の反応が付随すると考え、そうした身体的、内臓系の反応を「ソマティック反応」と呼んでいます。先に述べたように、(1) 前頭葉腹内側部は外的な刺激とそれに伴う情動、動機づけを連合する場所と考えられています。(2) そしてこの連合が成立している場合には、外的な刺激が認知されると、腹内側部でその連合に基づいたソマティック反応を身体、内臓系に生じさせる信号が出ますが、その信号は「良い」あるいは「悪い」という価値に従いマークされています。(3) このマーク機能は意思決定を効率的にするように作用する、と考えるのです。

例えばオプションXの選択が悪い結果Yをもたらし、併せて罰とそれによる苦痛の身体状態を引き起こすという経験をする、ソマティック・マーカーのシステムはこの経験に基づくXとYとの結びつきを形成する。その後、その人がオプションXに再度直面すると、結果Yについて考えるようなことがあると、ソマティック・マーカーは苦痛の身体状

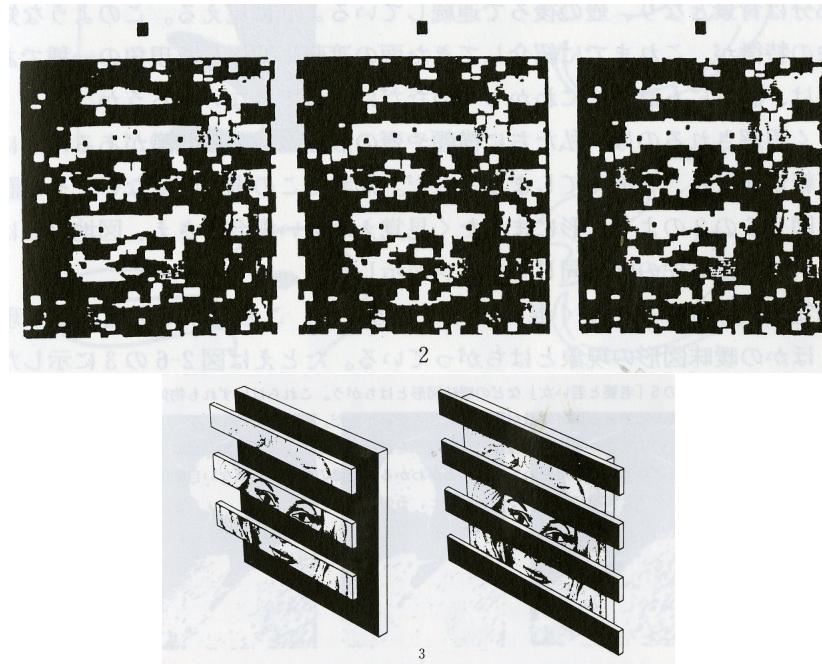


図 9: 奥行きの背後で顔の画像が連続しているように見える

態を再現するように働き、「危険！」といった信号を送る、と考える。

私たちは日常生活において、数多くの行動オプション1つ1つについて将来の帰結を合理的に推論し、その中から最適なものを選択するというような余裕はもっていない。ソマティック・マーカーは、その「素早く出る」という特性を活かし、合理的推論の前に適切なシナリオを自動的に検出し（じっくり考慮するに値しないものを即座に切り捨て）、われわれが少数の選択肢から選べるようにしていると考えられる。そして合理的推論がなされるのは、この自動化された段階を経たあとのことである。つまりソマティック・マーカーはある行動とその帰結の対を迅速に拒否したり、支持したりすることにより、意思決定を援助していると考えられるわけである。カーネマンのいうヒューリスティックに基づく意思決定にもこのソマティック・マーカーは重要な役割を果たしているのではないかと考えられる。

ダマジオはこのマーカーが意識されることもあれば無意識に作用する場合もあると考えている。身体状態の信号が活性化されても、何らかの理由によりそれに注意が向けられず意識にのぼらない場合でも、その信号が外界に対する我々の欲求的または嫌悪的態度を無意識のうちに支配しているメカニズムに作用しうると考えている。

腹内側部が破壊されたエリオットのような患者においては、外部状況が認知されても通常なら生起するソマティック・マーカーが起こらないため、多数存在する選択可能性のある行動とその帰結が「同様な」情動的な意味や価値しか持たないことになります。その場合は意思決定の過程はもっぱら論理操作の過程となり、マーカーがあれば可能であるよう

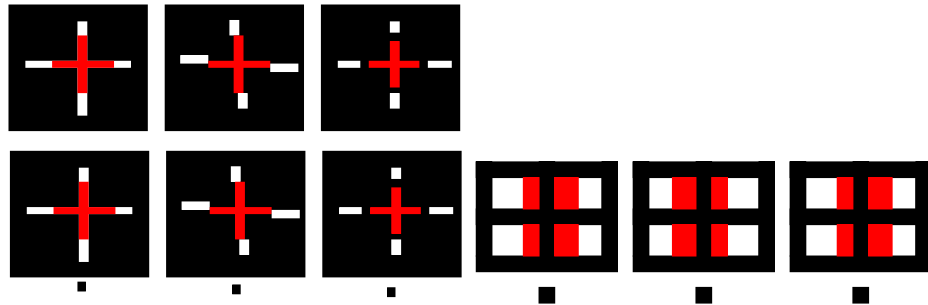


図 10: ネオンカースプレディング効果と両眼視差

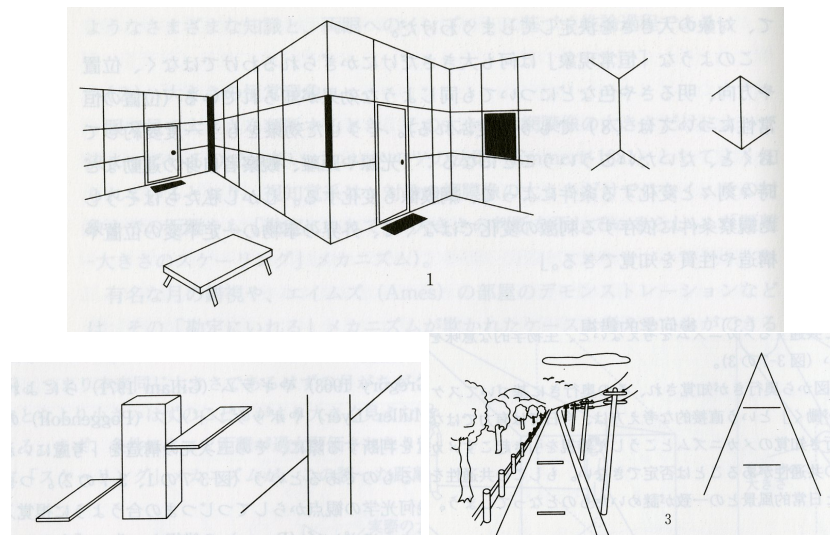


図 11: 錯視図形とその説明

な迅速，適切な行動が出来なくなると考えるわけです。

<http://tmin.ac.jp/medical/09/frontal3.html> より

ラマチャンドランは現代の視覚情報処理研究を 4 つにまとめている。

推論説 視知覚は推論であり，問題解決，あるいは仮説の検証である。視覚情報処理は無意識に行われる点を除けば，通常の知的推論と変わらない。

アフォーダンスと直接比較説 生体は環境の中を動き回りながら，環境世界の事物の性質の中で自分の行動に直接役立つ側面を選択的に知覚する。その構造の構造が光線の中の「不変項」として与えられており，視覚系はそれを直接ピックアップする（佐々木 1994）

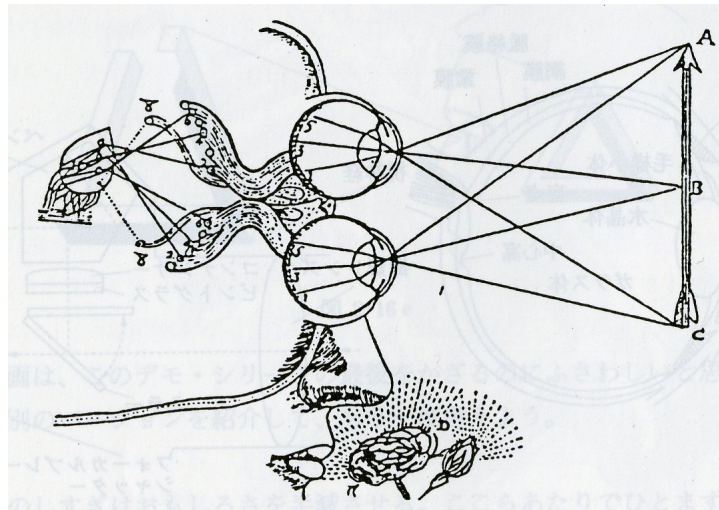


図 12: デカルトの二元論の模式図

計算論的アプローチ 上記二つを受け入れながら、視知覚の課題を、外界の対象の構造に関する情報の復元の問題だと捉える。この問題は「不良設定問題」であり答えが唯一に求まらない。そこで、視覚系は、外界の物理的法則と計算論的制約条件を組み込むことで解決している。

手っ取り早いトリック 計算論の膨大な計算を否定する。代わりに、粗雑だが確度の高い巧妙なトリック、あるいは簡便解決法の集合が視知覚系である。

演習 6.1 上記の考え方のうち自分はどれがもっともらしいと思うか考えよ。

しかし、反面、現代の視覚情報処理研究が視野と大腦視覚野との対応関係だけを扱ってきたことも事実である⁷。たとえば、新しい錯視が発見されたと言って喜ぶような輩がいる。錯視研究は、我々の視覚系の処理の結果必然的に生じてくるのであって、あくまで背後にある視覚情報処理機構が推察されるものでなければならない。

⁷電気生理的、解剖学的知見との対応を問題にする

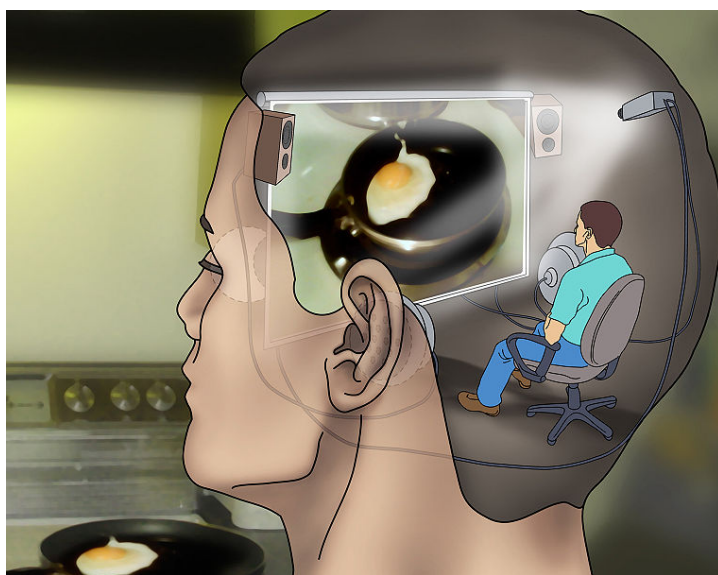


図 13: デカルトの劇場

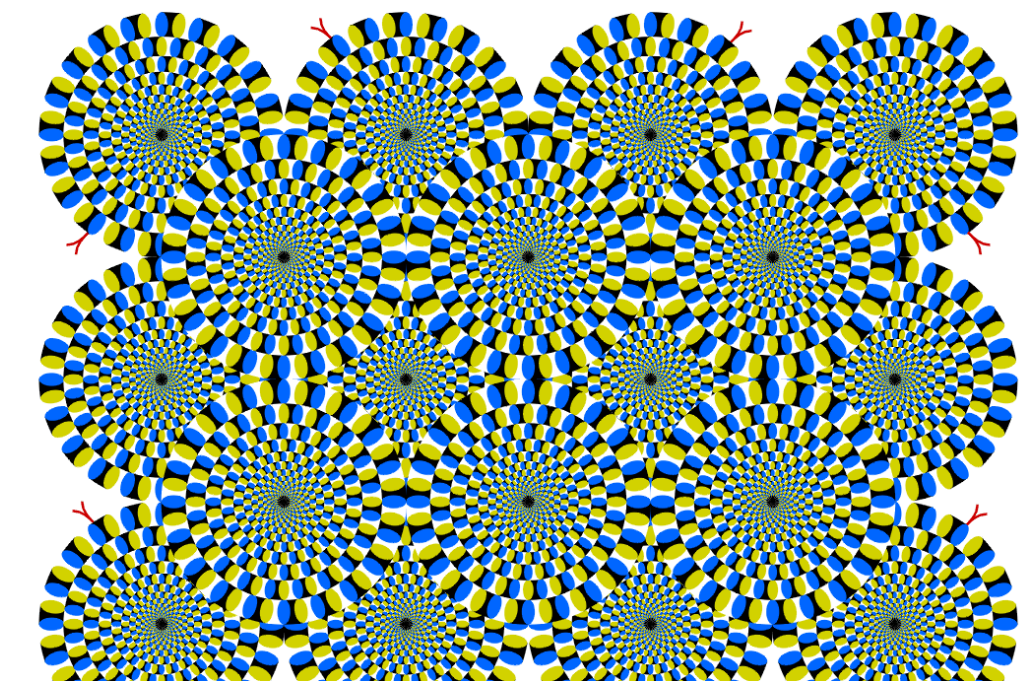


図 14: 錯視図形. 北岡イリュージョン