

生理学的事実

浅川伸一<asakawa@twcu.ac.jp>

1 生理学的事実

1.1 神経細胞 (neuron)

脳は莫大な数 (10^{10} から 10^{14} 個といわれる) の神経単位 (ニューロン neuron) から成り立っている。大脳、小脳皮質では 1 mm^3 の中に数万個ものニューロンが詰めこまれていると言われている。このニューロンが脳の情報処理における基本単位である。複数のニューロンが結合してニューラルネットワークが形成されている。個々のニューロンは、単純な処理しか行なわないが、脳はこのニューロンが相互に結合された並列処理システムであると捕えることができる。

ニューロンは、細胞体 soma, cell body, 樹状突起 dendrite, 軸索 axon とよばれる部分からなる。樹状突起はアンテナ (入力)、軸索は送電線 (出力) と考えれば分かりやすい。

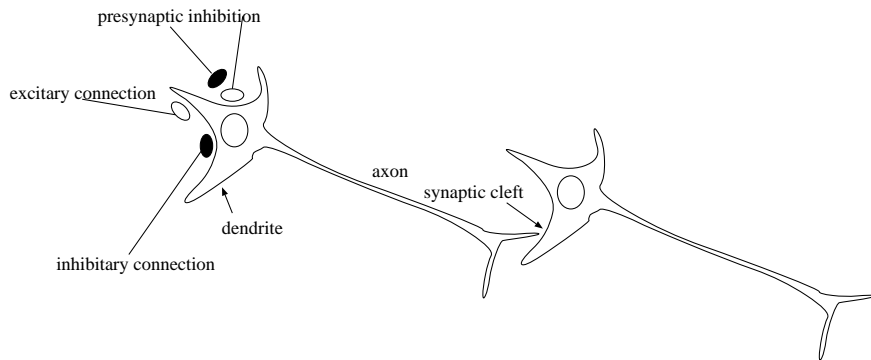


図 1: ニューロンの模式図

一つのニューロンは化学的法則に支配された一種の化学工場である。表 1 に体内に存在する主な元素の割合を示した。このうち水素と酸素は主に水 (H_2O) の形をとる。炭素は有機体を構成するための主たる物質である。生命を構成する基本要素は細胞であるが、細胞外液と細胞内とは元素の構成比が異なる。細胞外にはナトリウムが多く、カリウムが少ない。体内のカリウムの 98% は

細胞内にある。神経細胞ニューロンも例外ではない。 Na^+ が細胞間物質に多く含まれ K^+ はニューロン内部に多く存在している。これらイオン濃度の違いによってわずかだが細胞内と細胞外液とでは電位差が存在する。通常、内部電位は外部よりも低い。外部を 0 としたときの内部の電位を膜電位という。入力信号が無いときの膜電位を静止膜電位という。静止膜電位は哺乳類では約 $-60mV$ から $-70mV$ 程度である。細胞の表面には Na^+ を細胞外へ汲み出すナトリウムポンプと呼ばれる機構が存在し、通常は細胞外に比べて内部電位を $-60mV$ に保っている。

表 1: 体内の主な元素の構成比

元素名	割合 (%)
水素	63.00
酸素	25.50
炭素	9.45
窒素	1.35
カルシウム	0.31
磷	0.22
カリウム	0.057
硫黄	0.049
ナトリウム	0.041

情報はシナプスを介して樹状突起からニューロンに伝達され、すべての樹状突起からの信号が加え合わされる。興奮性神経伝達物質がシナプスに達するとナトリウム Na^+ イオンとカリウム K^+ イオンに対する神経膜の透過性が増すため神経細胞内には Na^+ イオンが流入し、 K^+ イオンが流出する。細胞内電位変化に対しては Na^+ の流入の方が寄与が大きいため、結果として膜電位が急激に変化する。この影響で膜電位が一定の値を越えると約 1 msec の間膜電位が急激に (振幅 $100mV$) 高くなる。高くなった膜電位は急速に元に戻る。このため、この電位変化のことをスパイク電位などという。この状態をニューロンが興奮した (あるいは発火した) という。ニューロンが発火するか否かは膜電位が約 $-55mV$ を越えるか否かによって定まる。この意味で $-55mV$ のことをしきい値という。一旦興奮したニューロンはしばらくは興奮することができない。これを不応期という。ニューロンの興奮は、軸索をとって別のニューロンに伝達される。ニューロンに強い刺激が与えられるとスパイク電位 (1 msec だけなのでパルス pulse と呼ぶことがある) が発生する頻度が高くなる。このときスパイク電位の時間変化や振幅は刺激の強さにかかわらず一定である。すなわち情報はパルス密度に変換されて伝送される。

ニューロンの興奮は軸索をとって他のニューロンに伝達される。軸索を

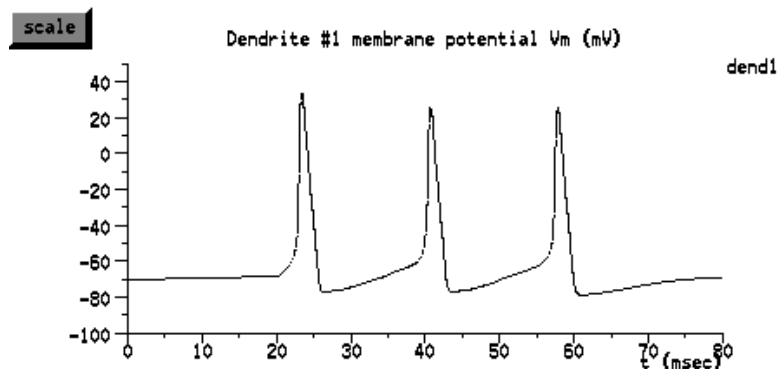


図 2: 膜電位の変化, GENESIS という有名なシミュレータの出力結果である。GENESIS 中の Neuron というスクリプトによって出力される結果を示した。ニューロンの動作はホジキン・ハクスレー方程式 (Hodgkin & Huxley(1952), しばしば H-H 方程式などと略記される) に従うものとしてシミュレーションが行われている。H-H 方程式は Na^+ , K^+ , Ca^+ などの濃度勾配を基づいた膜電位の変化を記述するコンダクタンススペースのニューロンの動作方程式の代表例である。README によると “Neuron” は複数の大学で教材として使われている。興味のある方は <http://www.bbb.caltech.edu/GENESIS> を参照されたい

通る興奮の伝達速度は 100 m/s くらいである。たとえば、文字を見て音声を発声するまでの応答時間は、たかだか、1 秒程度で、ニューロンの応答時間を 10 数ミリ秒とすると多めに見積もっても 100 程度のニューロンしか通過していないことになる。このことは「100 step のプログラムの制約」と呼ばれる。

1.2 神経細胞の結合様式

ニューロンとニューロンとの間はシナプス synapse 結合と呼ばれる結合によって結ばれている。実際のシナプスにはシナプス間隙 synaptic cleft と呼ばれるわずかな隙間があって、このシナプス間隙の間を神経伝達物質が放出（入力を受け取る側から見れば吸収）されて情報伝達がなされる。シナプスに興奮が到達するたびに送り手側（シナプス前ニューロン）のニューロンからある種の化学物質（神経伝達物質 transmitter）が放出¹される。この化学物質は受け手側（シナプス後ニューロン）の膜電位をわずかに変化させる。シナプスに

¹SSRI という抗うつ薬は神経伝達物質の一つであるセロトニンを前シナプスニューロンが再取り込みするのを抑制する薬である。セロトニンの再取り込みがブロックされたニューロンは通常以上にセロトニンを生成しなければならない。この結果として脳内のセロトニン濃度が上昇し、うつでふさぎ込んでいた人がほがらかな気分になるのである。

興奮が到達すると 0.3 msec 程度の時間遅れの後シナプス結合部の膜電位がわずかに変化する。1つのシナプスが生成する膜電位の変化は 0.1 mV から 30 mV ぐらいのものまで様々なシナプス結合が存在する。正電位を生じることを脱分極 depolarization、負の電位を生じることを過分極 hyperpolarization という

シナプス結合には、この情報伝達の種類と効率に従ってシナプス結合強度が各シナプス毎に異なる。正の結合強度なら興奮性の、負の結合強度ならば抑制性の結合となる（結合が興奮性か抑制性かの違いは神経伝達物質の違いによる）。情報を受け取る側のポストシナプスニューロンは、この伝達強度で重み付けられた他のニューロンからの情報を時間的、空間的に加算して、この値が一定のしきい値に達すると発火する。しきい値が高くなれば活性化しにくく、反対に低ければ活性化しやすくなる。このニューロンの活性化値がシナプスを介して他のニューロンに伝達されることによって脳内の活動、すなわち、言語、思考などの高次認知機能が発現する。

神経伝達物質の種類によって、膜電位を高めるように作用する場合と逆に低めるように作用する場合とがある。シナプス後ニューロンに発生した電位のことを PSP (postsynaptic potential) と言う。興奮性のシナプス結合によって生じた電位のことを EPSP、抑制性のシナプス結合によって生じた電位を IPSP という。

この他のシナプス結合としては、別の興奮性のシナプス結合の伝達効率を抑制するように働くシナプス結合（シナプス前抑制）が存在することが知られている（図 1 参照）。多くの研究者の努力にもかかわらず、今のところシナプス結合の種類はこの 3 種類しか発見されていない。我々は上記 3 種類のシナプスだけを考えればよさそうである。送り手のシナプスの興奮が興奮的に働くか抑制的に働くかは、送り手の側の細胞の種類によって異なることが知られている（Dale の法則）。

一つのニューロンには多いもので数万個のシナプス結合が存在する。シナプス結合を通して興奮（あるいは抑制）が伝えられると細胞体を伝わる途中で重なり合う。すべての膜電位の変化の総和によってニューロンの膜電位の変化が決定される。すべてのシナプス結合の和のことを空間加算という。あるシナプスによって膜電位が変化し、その変化が減衰する前に次の興奮が伝達されれば、まだ残っている直前の電位変化に加え合わされて膜電位の変化が起きる。このことを時間加算という。

樹状突起を介したニューロン間の結合の強さは、しばしば変化することが知られている。これを学習という。心理学との関連で言えば、シナプス結合の強度変化は長期記憶の変容に対応し、短期記憶が保持されている状態を、ニューロンの活動が保持されている状態と考えてよいのかも知れない。