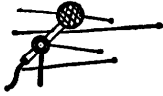


講演



知と情—脳内情報処理機構と計算機†

大村 裕††

私の専門である脳での種々の情報処理機構について、大脳の皮質下の機能と考えられている食欲、性欲、不安、恐れ、怒り、攻撃性などの情動と、大脳の皮質で行われている種々の意思決定、判断、人格の形成あるいは英智など知的面がどのような関係にあるかということについてお話いたします。また、最近第5世代のコンピュータとして目、耳、口のある、言葉を理解できるコンピュータあるいは常識ある問題解決型コンピュータというようにヒトのいろいろな高次機能をもつようなコンピュータの開発が行われています。今日の話をそういう第5世代のコンピュータというものと関連してお聞き願えれば幸いです。

1. 大脳の2機能

まず、大脳の機能を二つに分けて考えます。一つは高次の情報処理機構つまり知的な高次機能であり、他は情動など高次に対する低次機能です。

1) 高次機能

(A) 連合野と階層性

大脳は溝が多いのですが、全体を伸ばしますと、新聞の一頁大 (2200 cm²) になります。その中に約120億の神経細胞が入っています。大脳の特徴は機能分散システムになっていることで、運動、感覚、視覚、聴覚などの各中枢が脳の異なった場所にあり、その間に連合野と呼ばれる部分があって各中枢を連絡し、高次機能を遂行しています。大脳には中心に大きなローランド溝があり、この前が運動野です。運動(伝達)野は中指の太さぐらいの幅で面積わずか24 cm²です。ローランド溝の後の同程度の部位が体表面や筋肉の感覚を司る体性感覚野です。これらおよび視覚中枢、聴覚中枢、味覚中枢などははっきりした中枢をのぞいたところが連合野です。連合野の中でも特に人間にとって大事な言語中枢が左側にあります。二つに分けて、運動性言語中枢(図-1の⑮の前)と感覚性言語中枢(聴覚中

枢のすぐ後上方)があり、1861年、1874年と約10年置いて一方はパリ、他はウィーンで見つかりました。運動性言語中枢は運動中枢の舌、口および声帯を動かす部位の前にあります。運動中枢があっても、この連合野が機能しないと正確な言葉が発せられません。

感覚性言語中枢は聴覚中枢のすぐ後ろです。これが機能しないと音は聞こえるけれども、ヒトの言葉がわかりません。ここはどのようなしくみになっているかを見てみます。

大脳の各素子は神経細胞です。これから樹状突起や軸索(神経線維)が出ており1mmぐらいも広がっている場合があります。これら120億個が、相互につながって、いわゆるシナプスを形成しています。知、意一英知、意思の発動、学習、記憶など一脳連合野の機能です。これらについて生理学的にわかっていることを述べますが、こういうものはおそらく、第5世代の計算機であればある程度可能なのではないかと、お考えになるのではないかと思います。

意思決定—意思の発動をお話する前に、言語中枢について述べます。運動性と感覚性の言語中枢のある

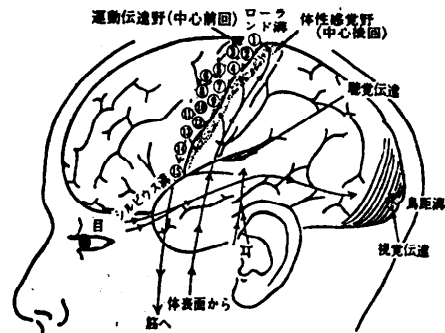


図-1 大脳皮質の運動と感覚の伝達領域

中心前回にある運動(伝達)野のだいたいの地図を示す。中心後回にある体性感覚野も同様の地図である。図に他の1次感覚野として視覚と聴覚を示すが、大脳側面図からかくれた領域にも広がっている。

①足の指、②足、③下肢、④大腿、⑤体幹、⑥肩、⑦上腕、⑧前腕、⑨手、⑩手の指、⑪母指、⑫首、⑬頭、⑭顔、⑮舌

(エクルス著『脳—構造とその機能』共立出版、1979)

† 情報処理学会第25回全国大会招待講演(昭和57年10月19日)

†† 九州大学医学部生理学教室

左側の側頭葉は右の側頭葉に比べ大きくなっています。これは胎生7カ月目にはすでに左側が大きくなっており、ここが4歳ぐらいまでの間にやられた場合には、言語中枢は右半球に移ることができます。ある種の自己修復機能をもっていることになります。ただ4歳を過ぎるとだめです。つまり、4歳ぐらいまでの間に左に言語によるシナプス形成がどんどん発達して plasticity つまりシナプス形成後かたまってしまった状態になり、それ以上は後で訓練しても右の方には行かなくなって、機能消滅が起こります。

インドで、いわゆる動物に育てられた女の子が、お皿などから口で食べるようにしているのを牧師さんが育てて言葉を教えたのですが、もう4歳以後でしたので、ウォーと吠えるような声だけで、ほんのわずかの言葉を発声したり覚えたりしかできなかった、という貴重な例があります。

視覚中枢に関係する連合野は、図-1と耳の前上方にある下側頭野です。これが壊れるといわゆるパターン認識ができなくなります。例えばサルは自分の手を手として認識しますが、ここが壊れるとできなくなります。サルでこの神経細胞の活動を調べてみると、□、△、あるいは○を区別している細胞が多く出ています。また、ヒトの顔を覚えていた神経細胞があって、その顔を見せたときだけ活動します。それも顔半分あるいは口の周りを見せても反応します。ところが別のヒトの口の周りを見せても反応しない。このような細胞が視覚中枢の連合野付近で見つかっています。口の周りという要素的な情報と、すでにある記憶情報とをうまく関連づけて、そのヒトがだれであるかを識別する能力は非常に重要な能力です。その意味でサルですらすでに第5世代のコンピュータに要求される知識ベース管理機能をもっているように思います。この機能は図-2Bに示すような階層モデルとして説明できるであろうと考えられます。実際に神経細胞を末梢の方から順次上の方に調べていくと、上に行くほど高度な情報を処理しているような細胞群が出てきます。図-2Aおよび2Bは末梢から中枢への感覚の伝達の経路を示しています。例えば、末梢が網膜ですと、網膜では光のついた・消えたということしかわか

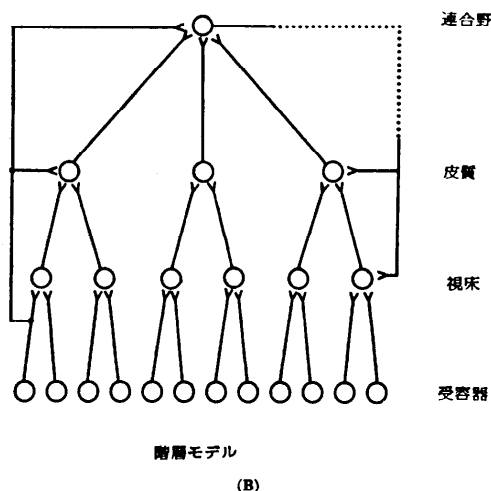
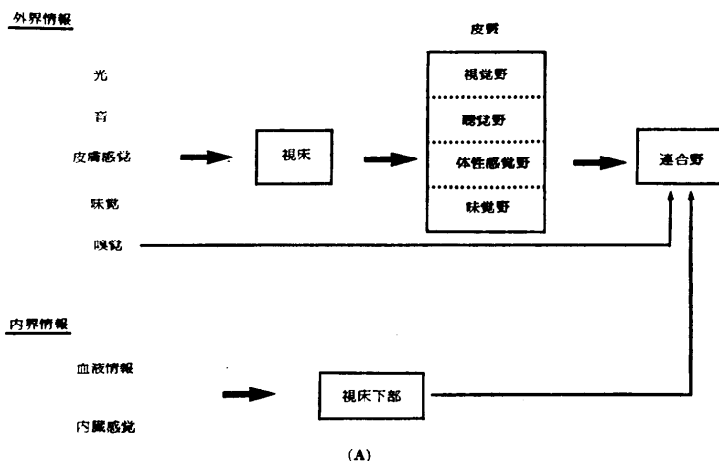


図-2 種々の感覚情報の処理

A: 末梢の受容器からの感覚情報は視床にあるそれぞれの中継核を通して皮質のそれぞれの中核にはいる。さらにそれぞれの中核からそれらの回りにある連合野に送られる。低次機能と考えられている血液情報や内臓感覚の情報も視床下部(視床に相当)から連合野へと送られる。

B: 末梢—視床—中枢—連合野への経路は図に示すような階層性を形成している。それぞれの段階で統合が行われ、より高度の情報処理となる。(末梢側から直接高次の中枢へ入力するものもある)。

らないものが、次の段階の視床(外側膝状体)にくると、ある程度長いものを見せたときに反応する神経細胞が出てまいります。それが大脳の視覚皮質では、その棒が水平か、あるいは縦かを区別できるようになります。さらに視覚中枢の連合野に行くと、この棒が動いているときだけに反応する神経細胞群が出てきます。さらに高次の下側頭連合野に行くと、もっと高度な情報処理になって、いわゆるパターン認識できるよ

うになります。このような階層モデルで脳の皮質、連合野の機能を説明できると考えられます。つまり大脳の機能は階層性というアーキテクチャのもとで遂行されているといえます。もちろん、図-2Bに示すように末梢からより高次の層に直接行くものもあります。すべてのわれわれの感覚は図-2AおよびBに示す様式になっています。聴覚でも内耳—視床—皮質聴覚野—連合野とすすみます。一ヒトではこの連合野が感覚性言語中枢になり言葉をここで理解します。皮質聴覚野だけでは言葉は判断できません。皮膚感覚も視床—皮質感覚野（体性感覚野）—連合野と進んできます。この連合野がないと一例え、われわれは手を後ろに回して、掌上に白墨を載せてもらった場合、これは軽くて丸くて細長くてすべすべしていて、大体白墨だと認知できます。それには体性感覚野から連合野に行く階層性がなければできません。つまり白墨を見ても、白墨を手にもっても、いいかえれば入力が変わっていても白墨と認知できるすぐれた知識ベース管理機能を連合野が遂行していることを示唆しております。同じことが食欲についてもいえます。図-2Aの下に示すような情報伝達様式です。内臓の状態（胃の膨満度、肝内のブドウ糖濃度、浸透圧変化、腸管内のブドウ糖濃度など）や、種々の血液成分は、空腹時と満腹時では大きく変わっており、これらの変化が視床下部にあるセンサで感知されます。ここには化学感受性の神経細胞があり、血液の化学成分を分析した内臓感覚を受容しています。その情報が階層性として連合野に行っており、空腹感や満腹感の形成となります。このようなハードウェア回路、および末梢で働いている種々のセンサは、おそらく人工的につくり得ると考えられます。いまのところセンサはまだ不十分ですが将来性は非常にあります。

例えば、机の上を触っただけで、そこが湿っているのか、やわらかいのか、すこし硬いものか、乾いているのか、われわれはわかります。しかしそういう感覚はまだセンサではうまくできません。そういう意味で人工の手では豆腐を水の中からつぶれないように持ち上げることは、まだむずかしいかと思います。ただ最近の義手は腕の筋電図をとり、それで人工の手を作動させてコップを取って飲むことができます。コップをぎゅっとつぶしてしまうことはありません。この場合は筋電図で動かすけれども、視覚性の制御があるのでうまくできるのです。

末梢からの情報を、階層性でもって行って最後に連

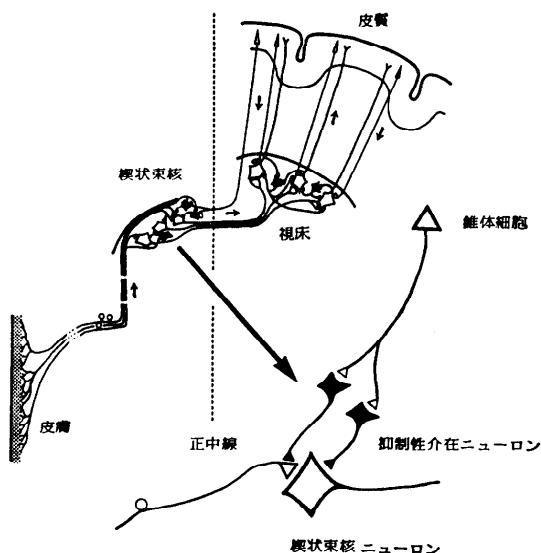


図-3 皮質運動野からの皮膚感覚の伝達制御

左：実際の回路。末梢皮膚の受容器からの感覚情報は楔状束核でシナプスを交代して反対側にはいる。視床にいたる。視床でシナプスを交代して皮質体性感覚野にはいる。運動野の神経細胞の線維は視床および楔状束核にのびて感覚情報の入力を抑制する。
右：左の模式図。抑制の様式は2種類—後シナプス抑制とシナプス前抑制。（エクルズ著「脳—構造とその機能」共立出版、1979）

合野で認知が行われますが、今度は上から下の方に対する制御が大切なものとなります。例えば、われわれは次のことを経験で知っております。わきの下をくすぐられると非常にくすぐったいが自分でくすぐっても別段くすぐったい感じは起こらない。これは上の方から末梢に対する制御のためです。図-3に示すように皮膚感覚の触圧は途中シナプスを交代してから反対側を上行して視床に入り、体性感覚野に至ります。運動野の方からは、2カ所の中継部位の細胞に抑制性（黒い細胞）制御をかけています。つまり自分で運動中枢を動かしてくすぐると、末梢から入ってくる感覚を途中で抑えてしまうことになり、別にくすぐたくなくなるのです。また、例えばわれわれはオーケストラを聴いているとき、自分で気をつけてバイオリンの音だけを抽出して聴くことができます。あるいはあることを考えているときは耳からはいつてくるものが聴えておりません。これらすべて皮質から末梢性の制御のためです。こういうハードウェアでできることはすべて、これからの世代のコンピュータでは十分実現可能であろうと思います。

(B) 意思決定

次に、連合野の意思決定のことについてお話したい

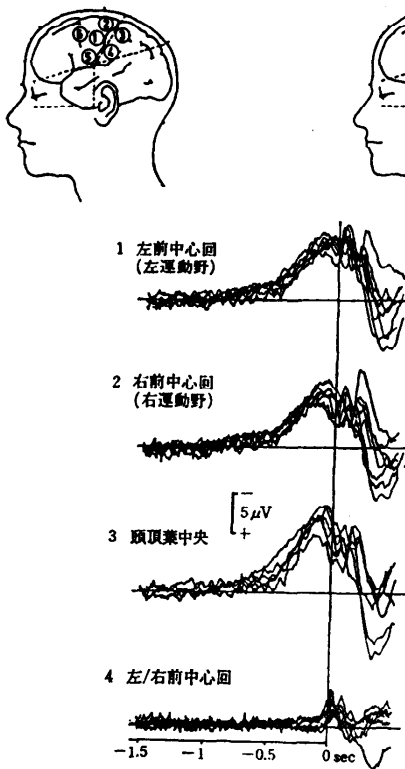


図-4 左人差指運動のときの準備電位

上1番目：左前中心回（左運動野）上の頭皮電極と耳（不閉電極）からの双極誘導。2番目：右前中心回（右運動野）上の頭皮および耳から誘導。3番目：頭頂葉中央上の頭皮および耳から誘導。4番目：左および右前中心回頭皮からの双極誘導。0時点で運動開始。1, 2, 3とも陰性準備電位は指の運動の約1秒前から始まり、次第に振幅が増大している。4から左運動野の活動は運動の約100ミリ秒前に開始したことがわかる。

(Deecke, Scheid & Kornhuber, 未発表)

します。図-4はヒトの頭皮上から脳波を記録したものです。右の人差指を曲げることを自分の意思で何回も繰り返します。そのときに脳波がどうなっているかを示しています。頭皮上のどの場所でも動かす指右・左に関係なく1秒前から活動が上昇しています。右指を動かすのですから左の運動野が関係しているに違いないわけです。脳波の変化は同じようでも、しかしどこかに差があるわけで、右の運動野と左の運動野のある頭皮上からの脳波を差動増幅器に入れて差し引きをします。図-4の一番下に示すように共通成分はとれて0.1秒前のところから活動上昇が出ています。つまり運動野の指に対する命令は0.1秒前に下って手を動かしているわけです。ところが、その0.9秒前に、指を動かそうという気持が起こっているのです。これ

が意思決定に関係するものです。われわれはこの電気的变化を「準備電位」と呼びます。指を動かそうという意思が1秒前から働いて手を動かしていることになります。この電位はどこが作り出すのであろうか。これが連合野で、しかも、左の連合野であろうといわれています。それは1981年のノーベル賞の医学・生理学賞を授与された、スペリーの研究、つまり左右の脳をつないでいる脳梁を切った分離脳実験から考えられます。それに関連した実験をお話します。脳梁は2億本の神経線維からなっております。1本の神経線維は1秒間に大体20個のインパルスを出しますから、全体で40億インパルス/秒という膨大な情報量で右左の脳が連絡されていることになります。図-5に示すように分離脳では「L」と書いてある左視野のものは右の脳に入り、右視野のものは左脳にだけ入るようになります。いま被検者にスクリーンの中央をみせておきプロジェクタで左、あるいは右の方のスクリーンに、瞬間的にあるものを投影します。目はつねに左右に動いていますので、外界の像はどちらの脳にも入ってくるので、瞬間的に提示します。そして提示

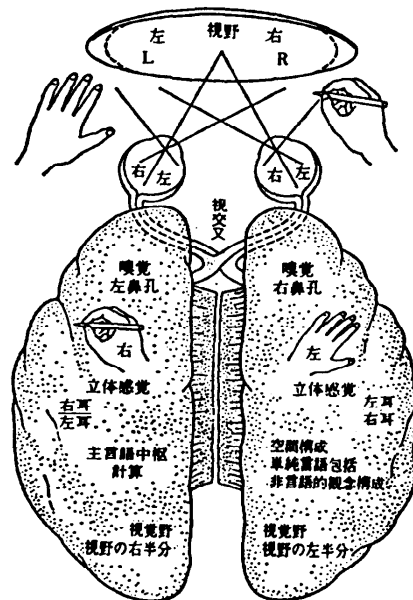


図-5

右左の視野が視交叉で部分的に交叉を行い、それぞれ左右の視覚野に投射される経路を示す。

右脳幹から左脳半球への感覚入力および左脳幹から右脳半球への感覚入力を示す。同じように聴覚は大部分その入力に際し交叉するが嗅覚は交叉しない。

(Sperry, 1970, エクルズ『脳—その構造と機能』共立出版より)

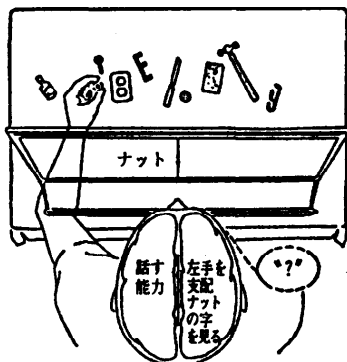


図-6 両断脳のテスト

スクリーンの左半分に示したものの名前を読んだり理解はできるが、話すことはできない。被検者は左手で触れて、指摘したものを取り出せるが、そのものの名前をいったり何をしたらいいか思い出せない。(スペリー, 1970, エクルズ『脳—その構造と機能』共立出版より)

した字のものを机の上に置いてある種々のものの中から探して拾わせます。もちろん被検者には机の上のものは見えません。図-6に示すように“ナット”の字を右脳に入れたとき、被検者は左の手でナットを手探りで拾います。ところが検者がいまここにどうという字が出て何をしたらか聞いてもわかりません。つまり右の脳で仕事をやらせた場合には意識にのぼってこない。もちろん、左の脳に入れたときにはちゃんとわかっております。つまり、意識にのぼるようなこと、ひいては、こうしようという意思の発現なども左脳の連合野で行われるであろうとスペリー先生は考えられ、また有名なノーベル医学・生理学賞を1963年に受けられた神経生理学者エクルズ先生もこれに賛成されております。しかも左脳には言語に関する中枢があります。したがって左脳が優位脳で右脳を劣位脳と呼びます。これら一連の実験から左脳と右脳は機能上違いがあることが分ってきました。例えばスクリーンに「2+3」を出して、右脳に入れた場合はできないが左脳に入れた場合は計算できる。つまり左脳はデジタル脳であります。ところが、正方形の立体を出してその展開図をつくらせるときは、右脳はできても左脳では不可能です。つまり右脳はパターン認識のできるアナログ脳です。このように右脳と左脳でその働きが異なる部分が

ありますが、ナットの文字を右脳に入れても左脳に入れてもそれを取ることができるので、かなり機能の重複があることになります。アメリカのタンデム(二頭の馬)会社からノンストップコンピュータということので二つのプロセッサを高速バスラインで結合させ、一方が故障すると片方がその機能を代行する計算機を出しています。まさに右脳と左脳が二つのプロセッサで脳梁が高速バスラインに相当するといえます。上記の意思決定、学習さらに英知、あるいは人格形成などの高次機能になると、神経生理学研究の範囲外です。しかしながら、大脳の高次機能は脳のハードウェア、つまり神経回路で相当程度説明できるわけで、その意味では、ある程度人工的につくることは可能であろうと思います。今まで話したことをこれからの計算機がどの程度できるか、ちょっとわれわれにはわかりません。しかし第5世代コンピュータが目的としている推論学習機能であるとか、知識ベース管理機能であるとか、などのヒトのもっている能力を実現できれば相当程度の判断とか意思決定までは可能であろうと考えます。

2) 低次機能

食欲、性欲、不安、恐れ、攻撃性など情動面をつかさどる低次機能には脳のハードウェアの回路と、もう一つの付随する液性情報が必要になってきます。液性情報をソフトウェアと考えれば、また、計算機との対応もできると思います。

(A) 食 欲

図-7左に示すように、視床下部の下の黒い腹内側

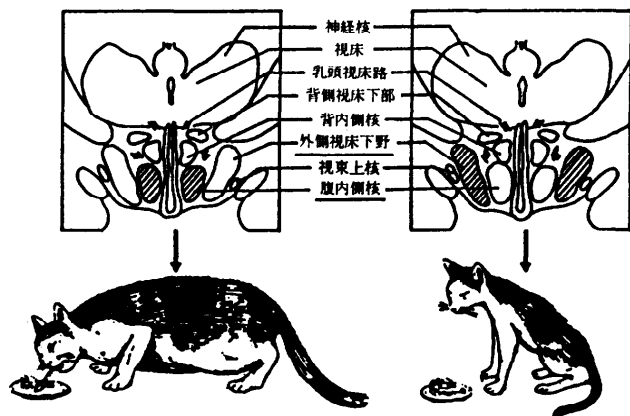


図-7

視床下部腹内側核(満腹中枢)と視床下部外側野(摂食中枢)の破壊。両側の満腹中枢の破壊でネコは多食になり、肥満してくるが、摂食中枢破壊ではネコはエサを食べなくなり、やせほってしまう。(F.H. Netter)

核を両側性に壊すと、動物が非常に肥満することが1942年頃に見つかっています。ここは直径1mmで神経細胞数は約2万個です。壊すと太るのは、正常では食欲を抑制してブレーキをかけているからでそれがきかなくなったのです。したがってここを「満腹中枢」と呼びます。ここを電氣的に刺激すると、餌を食べている最中でも停止します。一方、そこからちょうど1.5mmぐらい離れた図-7右に示す外側視床下野を壊すと、餌があっても食べない状態になります。これも直径1mmくらいです。壊すかわりに電氣的に刺激すると、腹いっぱいでも、また餌を食べたくなり食べます。したがってここを「摂食中枢」と呼びます。これらが食欲に関係する神経回路すなわちハードウェアです。生体では、満腹中枢や摂食中枢を刺激するものつまりソフトウェアは血液中の化学成分です。すなわち液性情報です。満腹中枢や摂食中枢では神経細胞が化学センサの機能をもっています。血中ブドウ糖濃度は大体5mM/lで、餌を食べると10mM/lになります。この変化を神経細胞がキャッチします。この上昇によって満腹中枢内の1/3の細胞は活動が促進します。一方、摂食中枢内の1/3の神経細胞は活動が抑制されます。また後者の細胞は空腹時に血液中に出てくる種々の物質を感知します。例えば、脂肪が分解して出てくる遊離脂肪酸や他の代謝産物、ホルモンなどに応じて活動が上昇します。このように二種類のセンサが満腹中枢と摂食中枢にそれぞれあって、血液中の変化—満腹時・空腹時の変化を調べて、それを連合野に送ります(図-2A)。この情報の伝達によって満腹感や空腹感が発現してきます。

(B) 性欲

視床下部の前部にある性欲中枢内の神経細胞には女性ホルモンや男性ホルモンをチェックするセンサがあります。性欲中枢と同じ場所に体温調節中枢があります。機能の分化はおおのセンサがそれぞれ違うからで、体温調節の方には血液中の温度が0.1度上がれば変化するという細胞群が存在します。また、そこには皮膚の温受容器や冷受容器からの情報が入ってきます。これら二つの情報によって体温調節が行われております。

図-8はサルの大脳です。サルの大脳は図上で示せば横が6cm、縦3cmぐらいです。図の黒丸で示す直径1mm部位が性欲中枢です。ここは内側視索前野と呼びます。電氣的にここを刺激すると、雄であれば陰茎の勃起、ずっと刺激を続けると射精します。雌で

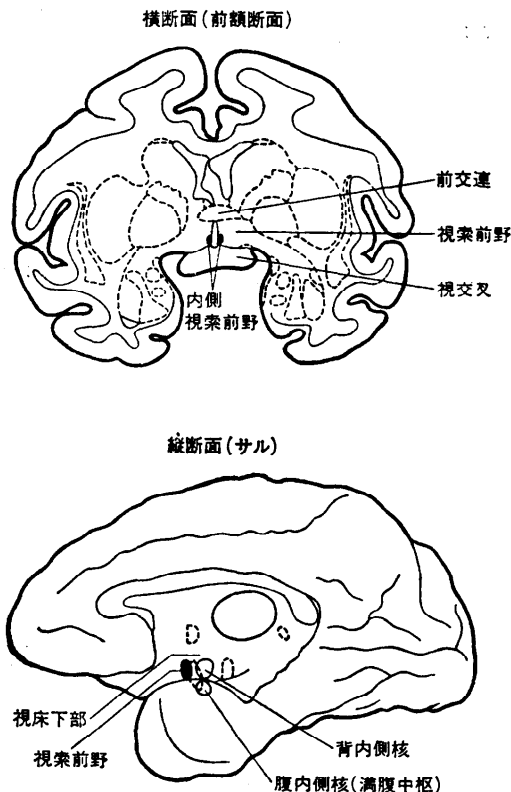


図-8 アカゲザルの脳と性中枢の局在

上: サルの脳の横断面。横約6cm、縦約3cm(中心)。その中心最下部、前交連と視交叉の間に視索前野が存在し、性中枢といわれる内側視索前野はその最内側に位置する。下: 縦断面。横約8cm、縦約5cm。ほぼ中心に視床下部が存在する。視索前野はその前方に位置し、これにより後ろ約2mmのところに背内側核が存在する。満腹中枢といわれる腹内側核はその下に接して存在し、摂食中枢の外側野はその腹内側核の外側に存在する。

(大村・吉松「科学」岩波書店、Nov. 1982)

あると尻を向けて雄を受け入れる格好をします。ここから2mm後方に図-8下に示すように満腹中枢のすぐ上に背内側核があり、これも性欲に関係しています。ここを電氣的に刺激すると、雄のサルでは陰茎勃起—射精を引き起こします。両方とも電気刺激では同様のことが起こるが、本当はどちらが性欲を起こすことに関係しているのかというと、性欲中枢の方で性ホルモンを感知する性ホルモン感受性神経細胞、つまりセンサがあります。背内側核にはありません。

性行動を調べるには図-9に示すような実験をします。雄のサルと雌のサルを椅子に座らせて向かい合わせ、中間にシャッターを置いて相互に見えないようにしておきます。シャッターを検者が上げると、雄ザルがもし雌を要求するときは目の前にあるレバーを押し

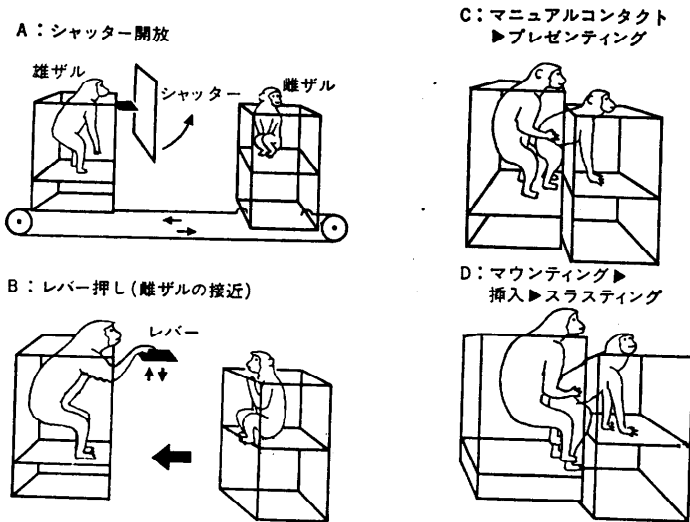


図-9 モンキーチェア上でのアカゲザルの性行動

A: 雄ザル雌ザルをそれぞれモンキーチェアにすわらせ、約 1m の間隔で向かい合わせ、間にシャッターを置く。雄ザルの座合は雌ザルにマウンティングしやすいように低くしてある。B: シャッターが開くと雄ザルは右手で前にあるレバーを押して雌ザルを近づける。約 20 回のレバー押しで雌ザルが近づく。C: 雄ザルは雌ザルの腰に手をあてがう(マニュアルコンタクト)、雌ザルはそれに応じて雌ザルに尻を向ける(プレゼンティング)。D: 雄ザルは雌ザルに背乗り姿勢(マウンティング)をとり陰茎を挿入して腰を前後に動かす(スラストイング)。(『科学』岩波書店, Nov. 1982)

ます。つまりその要求を行動として表わすように訓練します。1 回押せば雌の座っている椅子が 5cm 雄に向かって進むようにしておきます。すると雄は雌に接触するまでずっと押し続けます。雌がすぐそばまで来れば、雌は尻を雄に向け、雄はマウンティングいわゆる交尾行動をします。これら一連の行動時の神経細胞の活動を 1 個 1 個調べてみます。すると、いままで性欲中枢といわれているところが本当にそういう機能をしているのかどうかわかります。雄ザルは 1 回のマウンティングが大体 10 秒で、約 30 秒やすんでまたマウンティングします。6~8 回繰り返した後射精します。

図-10 A は内側視索前野の神経細胞の活動の代表例です。仕切りがあく前からその活動は上昇しています。すでに何回も学習でこういうことをしておりますので、雄ザルは雌ザルが見えなくてもそこにいることはわかっています。また雌の腔から出る長鎖の脂肪酸からなるフェロモンが鼻を刺激しております。そういうようなことで、非常に高い活動レベルを維持しています。シャッターをあけると、すぐにレバーを押し続けますが、押している途中から活動は下がってきています。そして何回ものマウンティングの経過中神経細胞の活動は低下したままです。図-10A ②に示すように

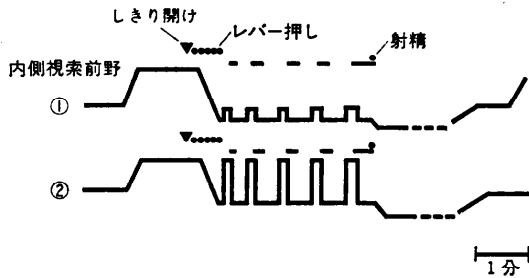
マウンティングにうつる直前に一過性に活動上昇する神経細胞もあります。この活動上昇に一致して陰茎勃起が起こっています。さて射精をすると神経細胞の活動はさらにずっと下がってしまいます。しかし、30 分ぐらいすると、徐々にその活動が回復してきて、最初の高いレベルまで到達してきます。このときまたシャッターをあけると再びレバーを押して同様の性行動をします。図-10 B に示すように、再びレバーを押してマウンティングに移行すると神経細胞の活動はまた低下しています。まだ射精に至らない途中で雌を引き離すと神経細胞の活動は急上昇して 3 度目のレバー押しをすることになります。さて性欲中枢の神経細胞の活動が低下しているときには、図-10 B ②に示すようにいくらシャッターをあけてやっても雄ザルはレバーを押しません。つまり雌を欲求しません。

したがって内側視索前野の性欲中枢の活動と異性を欲求する行動とは強い相関があります。このことは性欲中枢というのはいわゆる性行動に駆り立てる、いいかえれば性行動の欲求を起こさせる部位であることを意味します。

さて雌の代りに餌を置いた場合はどうでしょうか。雄ザルはレバーを押して餌を近づけて取り食べます。しかしこのとき性欲中枢の活動は全然変化しません。同じレバー押しの行動ですが、この場合は摂食に関係している部位の神経細胞が活動変化を示すのです(例えば図-14)。

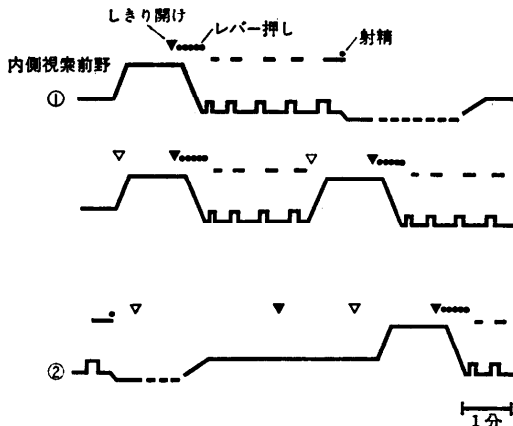
さて、満腹中枢のすぐ上にある背内側核の神経細胞の活動をみてみます。図-10 C に示すようにマウンティングのときだけに一致して活動が上昇しております。つまり、マウンティングという運動に関係している場所です。したがって、性欲中枢も背内側核も電気的に刺激すると、どちらも陰茎勃起・射精をしますが、性欲中枢は動機——雌を欲求する動機づけに関係しますし、背内側核は性行動の実行に関係しています。背内側核の活動も、マウンティング以外の手足の運動のときには変化しません。つまり性行動に特有な部位です。

これらは両部位のハードウェア—神経回路—の機能



A 性行動中の MPOA のニューロン活動

▼: シャット開放, ...: レバー押し, —: 交尾, ●: 雄ザルが雌ザルの腰に手をあてがいマウンティングしてから、離れるまでを示す。
●: 射精。①、②は別のニューロンである。ニューロン活動は性行動開始前にすでに高く、レバー押しによる雌ザルの獲得後減少する。マウンティング中は低いレベルを維持し、射精後さらに減少する。その後 30 分ぐらいの時間経過で徐々にニューロン活動は回復する。



B 性行動中の MPOA のニューロン活動

▼: シャット開放, ...: レバー押し, —: 交尾, ●: 射精, ▽: 雌ザルを分離しシャット閉鎖。
①上、中段とも同じニューロンの連続記録で、1回目の性行動終了後減少したニューロン活動が徐々に回復している。この活動回復期に雌ザルを離すと活動が急速に増大し、その後のシャット開放により雄ザルは即座にマウンティング行動を開始している。次に4回のマウンティング後射精前に雌ザルを離すと活動は再び増大し、雌ザルの獲得によって減少している。②1回目の性行動終了後しばらくしてから記録。ニューロン活動が低いレベルのとき、シャットを開いてもニューロン活動および行動ともに変化がない。シャット閉鎖後しばらくして活動が増大し、このときにシャットを開くとマウンティング行動を開始している。



C 性行動中の DMH のニューロン活動

▼: シャット開放, ...: レバー押し, —: 交尾, ●: 射精。各マウンティング時に一致して活動が増大し、その他のときは活動が低い。〔科学〕岩波書店, Nov. 1982; Brain Res. 266, 340-343, Oomura ら, 1983)

図-10

で起こるわけですが、その回路を動かすソフトウェアが性ホルモンであります。言い換えれば液性情報です。

動物の性行動は基本的には性ホルモンで動かされています。このことは去勢や卵巣摘出した動物で性行動が減退している場合に、性ホルモンの補充によって回復することから明らかです。性ホルモンは雄では主として睾丸から分泌されるテストステロンで、雌では主として卵巣から分泌されるエストロゲンです。さらに内分泌器官である副腎皮質からも性ホルモンが分泌されています。また睾丸も卵巣もそれぞれ異性のホルモンを少量ながら産生しています。

では性ホルモンと性行動とのかわりとはどのようなものでしょうか。まず雌ザルの性ホルモン分泌状況について考えてみます。アカゲザルの雌はヒトと同じように約 28 日の月経周期をもっています。図-11 上に示すように次回の月経前 17~18 日、つまり排卵の約 2 日前にエストロゲン分泌のピークがきています。この場合テストステロン分泌も最高となっています。このテストステロンは卵巣と副腎から分泌されたもので

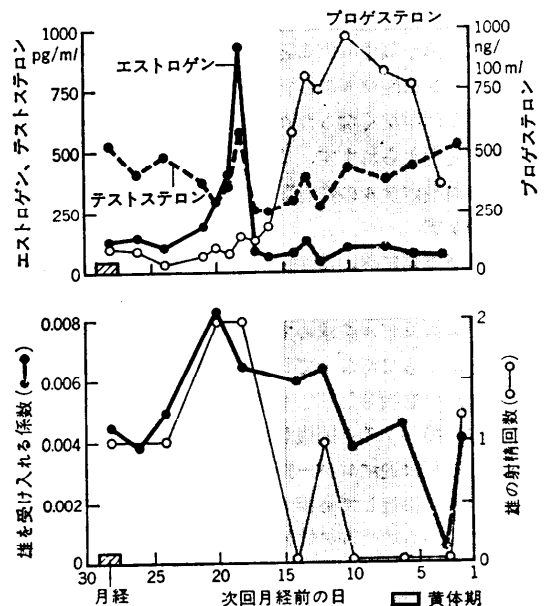


図-11 雌アカゲザル月経周期における血中性ホルモン変動と性行動との関係

上: エストロゲン、プロゲステロン、テストステロンの変動。下: 雌ザルの雄受け入れ度合、雄ザルの射精回数、雌ザルのエストロゲンおよびテストステロンの血中濃度がピークを示す排卵の2~3日まえ、雄ザルを受け入れるために雌ザルがレバーを押す回数が最大になってくる。この時期、雄ザルの射精回数もほぼ一致して増加してくる。この行動はプロゲステロンの増加に比例して低下してくる。〔科学〕岩波書店, Nov. 1982)

す。エストロゲンは排卵後黄体期と呼ばれる次の月経までの期間は減少しています。排卵後の卵巣が黄体を形成すると、これから分泌されるプロゲステロンが急増します。これらホルモン分泌動態とアカゲザルの性行動との関係をみたものが、図-11 下に示す実験です。しきりでまん中を分離したケージに雄ザルと雌ザルを別々に入れ、雌ザルが自分の側についているレバーを約 300 回押せば一定期間しきりがあいて、雄ザルと性行動を行えるように訓練します。これによって雌ザルの性欲を反映させ、それを客観的にとらえることができます。図の左縦軸は雌ザルのレバー押しから割り出した雄ザルを受け入れる度合を示します。同時に右縦軸に交尾による雄ザルの射精回数も示しています。雌ザルの雄ザルを求める欲求の高まりはエストロゲンとテストステロンのピーク時に一致し、プロゲステロンが高い黄体期には低下しています。雄ザルの性行動もほぼ同じ傾向を示しています。月経の 1~2 日前にプロゲステロンが低下すると、エストロゲンは低下したままの状態であるにもかかわらず雌ザルの性欲が再び高まっています。これはいままでも高かったプロゲステロンが低下したことによって、相対的にエストロゲンの作用が高まったことによります。すなわちプロゲステロンは雌ザルの性行動に対して強い抑制作用をもち、それがなくなったための脱抑制が起こった状態であると考えられます。これらのことは血中の性ホルモンの消長がサルの性行動と強い相関があることを示しています。

この月経周期における性欲高進の 2 峰性は、ヒトで女性のアンケート調査からも判明しています。この雌アカゲザルの雄ザルを求めてのレバー押しは卵巣を摘出すると起こらなくなってしまいます。この場合エストロゲンだけを投与しても効果はなく、テストステロンを同時に投与すると回復します。もちろんプロゲステロンの投与は逆にレバー押しを抑制するように働き、雄ザルが接近しても拒否するようになります。これらのことから雌ザルの性欲発現には両性のホルモンが必要であり、このことはヒトでもあてはまることが多いのです。

次に雄アカゲザルを用いて上と同様にレバー押しで雌ザルを求めることができるようにします。この場合雌ザルの卵巣が摘出してあれば、雄ザルは雌ザルに対し全然興味を示しません。そこで雌ザルにエストロゲンを投与すると雄のレバー押しは回復してきます。それはエストロゲンによって、外見上の雌らしさが回復

し雄ザルに視覚性の刺激を与えることと、腔分泌物に含まれるフェロモンが空気中に発散し雄ザルを刺激するためです。したがって雄ザルの鼻孔をふさぐとレバー押しは起こらなくなります。

アカゲザルやニホンザルはこの月単位の発情以外に季節的な発情周期を有しており、夏期には性行動を行いません。この季節的な発情周期についても性ホルモンが関係しており、非発情期の初夏から初秋には雄、雌ともに性ホルモンの分泌が低く、雌ザルでは排卵や月経も起こりません。この性ホルモンの分泌低下は産生器官そのものの機能異常というよりは中枢性の問題であると考えられています。性ホルモンを分泌させるのは下垂体から分泌される性腺刺激ホルモンであり、これはさらに上位の視床下部より放出される LH-RH と呼ぶホルモンで調節されています。夏期の性ホルモン分泌異常はこの視床下部の調節機構が問題なのです。ヒトでも性ホルモン分泌には季節性があり、パリに住む青年男子のテストステロンは 10 月が最高であり、性行為やマスターベーションの頻度とも関係があるといわれています。

このように性行動はソフトウェアとハードウェアとの関係で行われております。性ホルモンのレベルがずっと高いときに雌を見る、あるいは雌のにおいをかぐ、また雌の場合であれば雄を見るということによってトリガされて、性行動が起こるのです。

(C) 連合野機能と自律神経系——連合野のソフトウェア

さて、再びサルの摂食行動に話を移します。連合野

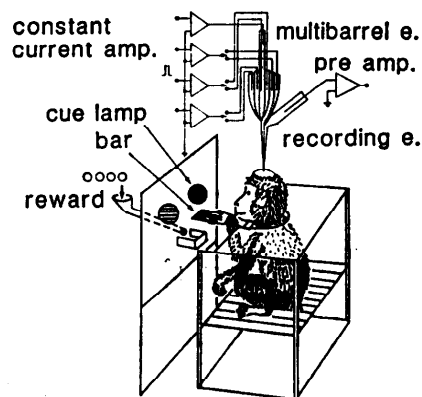


図-12 実験の模式図

サルはモンキーチェアに座り頭部固定、頭骨に小孔をあけ硬膜を 1 切開して多連数小電極を刺入。薬物は定電流装置 (constant current amp.) により電気泳動的に投与。前面パネルの赤ランプ (cue lamp) がつくるとサルは 30 回レバー (bar) を押す。手がかり音とともに報酬箱に餌 (reward) が出て、サルはそれを取って食べる。

機能は複雑な神経回路すなわちハードウェアで発現しますが、そのときにも、やはり液性情報としてのソフトウェアが必要であることを示します。図-12 に示すようにサルの目の前の左のレバーを押せば水が1滴出る、右のレバーを押せば大豆が出るようにして、大脳の摂食中枢や連合野から神経細胞の活動を記録します。30回レバーを押せば1個大豆が出るようにします。1回押せば1個出るようにすると、パチンコの玉のように遊んで餌の出る受皿にいっぱい大豆を出してパッと払いのけたりということをします。図-13 に示すように、摂食中枢とつながっている眼窩皮質連合野の神経細胞から記録します。30回レバー押しをするスタートの6秒くらい前から活動が上昇しています。すなわち準備電位に相当するものが出ます。

サルの目の前に赤いランプをつけます。このランプがつけばレバー押しをする、ついてないときにレバー

を押してもレバーは無効で餌は出ません。学習によってサルはライトがついたときに、レバーを押して摂食行動をします。上記の連合野の神経細胞の活動を記録すると、種々の細胞がみつかります。光だけに応じたり、レバー押しの前——準備電位的にレバー押しの前に一時的に活動が上昇したあと低下して行きますが、餌が出る2~3秒前、つまり30回目に近づいてから再び活動が上昇します(図-13)。これはそろそろ餌が出ることをサルが了知しての活動上昇すなわち了知反応です。このことは図-13 下でより明らかになっています。すなわちレバー押しを30回から50回に検者が切替えてみます。すなわち50回レバーを押さないと餌は出ません。しかし、神経細胞の活動は30回の手前から活動が一時的に上昇しています(-7.5秒くらいのところ)。つまり報酬を期待したための活動上昇で了知反応です。神経細胞の活動様式には上記のほか、レバーを押している間だけ活動が上昇したり、あるいはその間だけ活動の低下する細胞もあります。これら種々の活動様式を示すことは、連合野の階層性でもって説明できます。

さて、これら神経細胞の活動を記録しながら、その細胞にシナプスの伝達物質を直接かけてその反応をみるができます。図-12 に示す多連微小電極法がそれで、11本のガラス毛细管のそれぞれに別々の薬物の溶液をつめてあります。そして電気泳動的に薬物を放出させて記録中の神経細胞に作用させます。図-14 はそれらの例を示しています。図-14 A 左AとBの神経細胞はレバー押し期間中活動の低下している種類のもので、この低下(B-a)はノルアドレナリンの作用をブロックするプロプラノロールを投与しますと消失しています(B-b)。つまりこの低下は交感神経の終末から放出されるノルアドレナリンによって起こっていることが証明できます。図-14 右A、BとCはレバー押し期間中、活動上昇を示す神経細胞です。この上昇(B-a)はドーパミンをブロックするスピロペリドールを投与しますと消失しています(B-b)。つまり、この上昇はドーパミン神経系の終末から放出されるドーパミンによって起こっていることになります。図-14 下は最初のレバー押しのスタート直前に活動が上昇した後低下する細胞(B-1)と、スタート直前に活動が上昇した後レバー押し一期間の初めしばらく持続する細胞(C-1)です。どちらもアセチルコリンの作用をブロックするアトロピンを投与すると、最初の上昇が消失しています(B-2, C-2)。つまり、このレバー押しスター

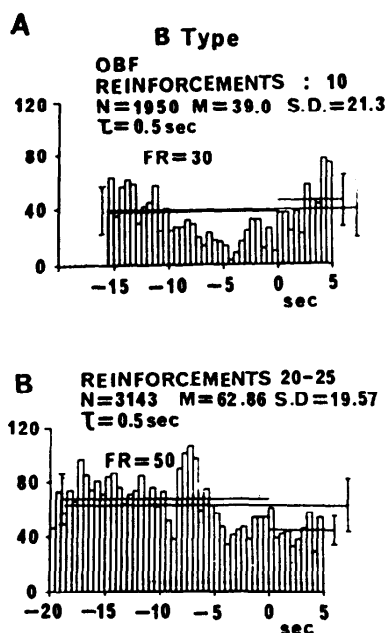


図-13 高FR条件下でのアカゲザル前頭眼窩野単一ニューロン活動

A: Bタイプニューロン。30回レバー押しと報酬の関係。縦軸、インパルス数/秒。各報酬サインを横軸の0としてインパルスを加算。レバー押しのスタートは約10秒前(-10)から始まる。ニューロン活動はそれよりも約5秒前から上昇している。レバー押し中は活動は低下し、餌の出る2~3秒前から再び上昇。
B: Bタイプニューロン。FR 30の試行19回目からFR 50に変換。FR 50は6回試行。FR 30の報酬前(-8秒から-6秒)に活動が一時上昇していることに注意。FR 30での報酬を期待したためのニューロン活動。(Oomuraら Brain Res. Bull. 5, 151, 1980)

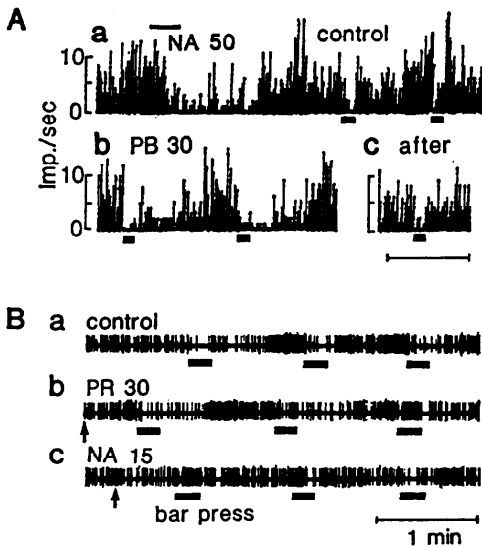


図-14左 前頭眼窩野レバー押し活動低下型ニューロンに対するノルアドレナリン (NA) 作用

A: α 作用. a. 対照. NA 50 nA で抑制. レバー押し期活動低下. b. フェノキシベンザミン (PB, NA の α 作用をブロック) 30 nA 投与下. 摂食期まで抑制が延長. c. 10 分後. 活動様式がもとに戻っている. B: β 作用. a. 対照. b. プロプラノロール (PR, NA の β 作用をブロック) 30 nA 投与下. レバー押し期の活動低下が消失.

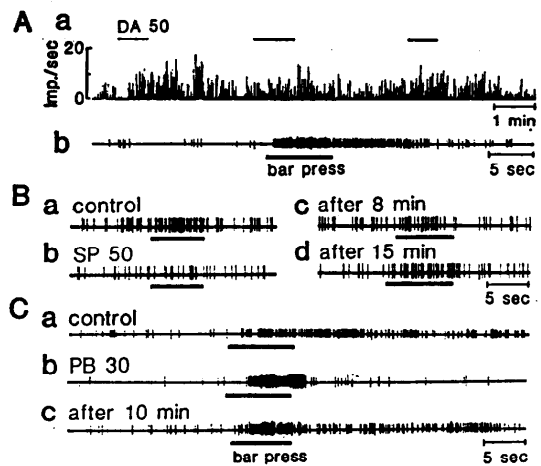


図-14右 前頭眼窩野レバー押し活動上昇型ニューロンに対するドーパミン (DA) 作用

A: a. DA の興奮作用. b. a と同じニューロン. レバー押し期から摂食期にかけて活動上昇. B: スピロペリドール (SP, DA の作用をブロック) 50 nA 投与によりレバー押し期活動上昇の消失. a. 対照. b. SP 投与. c. d. 投与中止後 8 分, 15 分と徐々に回復. C: フェノキシベンザミン (PB, ノルアドレナリンの α 作用をブロック) 30 nA 投与により摂食期の活動上昇が消失. a. 対照. レバー押し期から摂食期にかけて活動上昇. b. PB 投与. c. 投与中止 10 分後. 活動様式が回復.

(Aou ら, Brain Res., 267, 165, 1983)

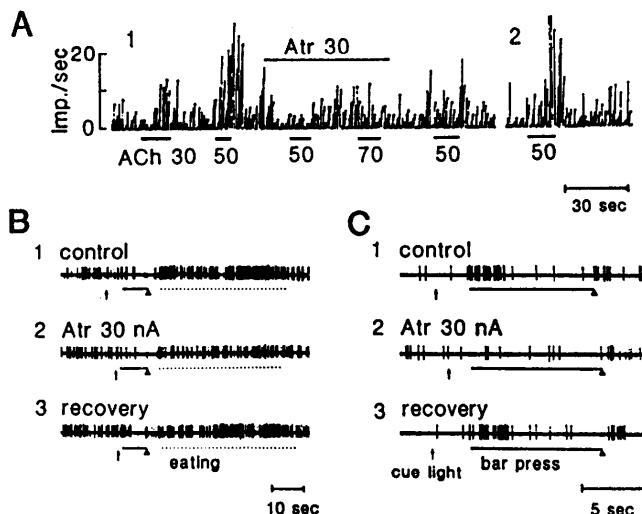


図-14下 前頭眼窩野ニューロン活動に対するアセチルコリン (ACh) 作用

A: 1. ACh の興奮作用. アトロピン (Atr, ACh の作用をブロック) 30 nA で作用消失. 2. 回復. 10 分後. B: レバー押し直前の上昇とレバー押し中に低下するニューロン. 1. 対照. 2. Atr 30 nA 投与下. レバー押し直前と摂食期の活動上昇が減弱. 3. 回復. 5 分後. A, B は同じニューロン. C: レバー押し期 (初期) 活動上昇型ニューロン. 1. 対照. 2. Atr 30 nA 投与下. 活動上昇の消失. 3. 回復. 10 分後.

(Aou ら, Brain Res. 1983 印刷中)

ト前の上昇は副交感神経系の終末から放出されるアセチルコリンによって起こっているのです。これらのことはいかえるとレバー押しのときには交感神経系、ドーパミン系、副交感神経系などが同時に活動して連合野の特定の神経細胞の活動を修飾していることを意味しています。すなわち、自律神経系は、連合野が活動しているときには同時に活動しています。図-15に示すようにこれら自律神経系は大脳の下部の方にあるそれぞれの神経細胞群から出てきた神経線維が、皮質連合野にまで網の目のように延びてきてシナプスをつくっているのです。

このような連合野—自律神経系の同時活動は日常でも経験しております。例えば、スタートラインに並んでこれから走ろうというときに、ピストルの音を待っている間、すでに心臓は拍動が速くなっており、筋肉の血管は拡張してその供給血液量は非常にふえており、また呼吸も速くなっています。ネコの実験でも、身体はある程度拘束しておいてトレッドミルの上に立たせておきます。そしてトレッドミルが回ると歩行できるようにします。まず目に光刺激を加えた後にトレッドミルを回します。これを繰り返しますと、学習して、光刺激だけで、心拍動と呼吸は速くなり、筋肉へ行く血流も増えます。つまり、これから活動するぞという準備状態が起こっている。すなわち心臓系、呼吸系および血管系に行く自律神経系が活動して運動の準備

備をしていることになります。この自律神経系は結局その神経終末から出るノルアドレナリン、ドーパミン、アセチルコリンなどの液性のものです。連合野が活動し準備電位を発生するときすでに液性機構も同時に平行して活動していることを意味しております。性欲の場合には連合野の神経細胞の活動をまだ記録しておりませんのでわかりませんが、食欲という低次機能でも、いったんこれが連合野との関係になると、すでに高次機能に変換しております。そして、連合野というハードウェアだけで説明し得るような機構も、液性情報系が同時に活動して強く修飾されていることになります。

2. む す び

脳の機能はしたがって高次・低次をとわず、神経情報系としてのハードウェアと液性情報系としてのソフトウェアの二つの情報系が並列する存在として考えなければなりません。こういうことが相互にシミュレーションできるようになると、計算機の機能としても大脳の高次機能を代行し得るようになるのではないかと考えます。これが私の結論でございます。どうもありがとうございました。(拍手)

司 会 私どもの関連の深いことで、また、私どもの知らないことにつきましても興味深いお話を伺ったのですが、ご質問がございましたらお願いいたします。

質 問 興味本位の質問で申しわけないのですが、われわれ情報処理の側からいうと非常に複雑なメカニズムがあるように思えるのです。どういう過程を経てどういうメカニズムで人間がそういうものを獲得してきたのか、もともとそんなに複雑でなかったという気がするんですが……。たとえば、大脳の細胞の数だけふえることによってできたのか、そういうメカニズムについてはいかがでしょうか。

大村 大変むずかしいご質問ですが、例えば同じ食行動を哺乳類とカエルで見比べてみます。どちらも同じようなことをしておりますけれども、機構が違っております。カエルでは網膜自身がすでにヒトの皮質視覚野ですのような高度の情報を処理するようになっております。ということは、ヒトですと、神経細胞の数がどんどんふえていますので、数でもっているいろいろな情報処理を順次やっていくようになりますが、カエルでは数が少ないものですから、1個1個にいろいろな機能

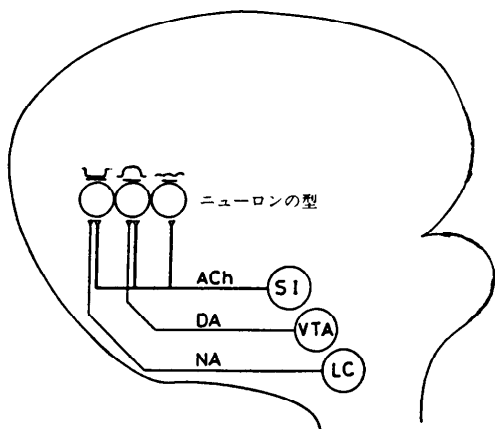


図-15 連合野における神経性—体液性調節機構

自律神経系あるいは体液性の情報は脳幹や視床下部を介して大脳皮質—連合野に送られ授食行動時の神経情報処理を修飾している。ニューロンの上にそれぞれのニューロンの活動様式を示す。左：レバー押し中抑制型。中：レバー押し中上昇型。右：無変化型。NA系、DA系およびACh系の自律神経系と前頭眼窩野ニューロン活動の関係。LC：青斑核（NA系）。VTA：腹側被蓋野（DA系）。SI：無名質（ACh系）。

を持たせるということになります。哺乳類では、皮質の視覚中枢の中に入っていないものが動いたということがわからないわけですが、カエルの場合は網膜の神経細胞ですでにものが動いたことがわかります。そのかわりに動かないとわからない。動いて初めてこれはハエが飛んでいるのだということを認知して、パッと舌を出してそれを取ります。ところが、舌を出して取るということをさせる神経細胞が脳の中に1群あります。ですから、ものが動いたというのが網膜でわかって、それをその神経細胞に知らせれば、そこが反射的に舌を出して取らせるということです。そういう意味では、複雑な情報処理を少数の神経細胞群でカバーしているということになります。したがって高度の情報処理はできません。哺乳類、霊長類がやるような高度な情報処理は不可能でしょう。そういう意味ではカ

エルはカエルで、ヒトにはなれないのだという、いわゆる発生学的なことになるのではないかと思います。

司 会 ほかにございませんでしょうか。——それでは、大体予定の時間になりましたので、これで……。

高次機能として理解とか、知識、意思、判断、そういうことをできるだけ論理化しようということ——計算機にのせるということは論理化しようということですが、それについていろいろ模索しておるところだと思います。特にいまは模索の時期であると思います。大村先生にはそういうことに関して、脳生理学の立場からいろいろなサジェスチョンをいただいて、皆さん得ることが多かったと思います。どうもありがとうございました。

では講師の大村先生に対して拍手をもって感謝の意を表したいと思います。
(拍手)

