

■特別講演

思考の脳機能

伊藤正男*

要旨：思考機能は進化的に最も新しい新・新皮質において営まれるが、その働きを多くの脳構造が支えている。辺縁系は海馬の記憶機構、扁桃体の価値判断機構、帯状回の動機付け機構を通じて、思考機能を駆動し、維持しその結果を評価する重要な役割を演じている。視床は脳波の発生により新・新皮質の働きのモードを調節し、大脳基底核は新・新皮質の働きの安定化の役割を担っている。小脳は一般的にいて大脳のフィードバック制御の働きを前向き制御に転換する働きをもっている。思考においては、操られる観念や概念のモデルを提供して、思考過程を前向きに、自動化する働きがあるものと推定される。思考の脳メカニズム研究はまだその緒についたばかりである。今後の研究では言語機能がよい手掛かりになるであろう。言語を始め、いろいろな観念や概念が一体脳の神経回路網でどのように表現されるのかという基本的な問題が乗り越えねばならない正面の目標になるだろう。そのためには実験研究とともに理論的な研究がますます重要性を増すであろう。

神経心理学 8 : 2 ~ 8

Key words : 思考, 新・新皮質, 皮質下構造, 小脳, 心的モデル
thought, neo-neocortex, subcortical structures, cerebellum, mental model

思考の生理学

思考機能は人で最も発達した脳の機能であるが、従来、もっぱら心理学や精神医学の研究対象であり、生理学の範囲には入っていなかった。しかし、人の脳活動の非侵襲的測定法の導入や、動物の脳の生理学的研究の進歩により、思考の生理学とも呼ぶべき研究領域が開けつつある。理化学研究所の国際フロンティア研究システムに1988年に発足した脳の思考機能研究グループでは、大脳の神経回路の分析、大脳連合野の神経信号の解析、神経回路網のメモリー機能の解明、脳の理論モデルの構築の4方向の研究を総合的に行っている。まだ緒についたばかりであるが、今後このような脳の高次機能のメカニズムの研究が盛んになるものと期待される。

ここでは、思考についての最近の生理学的な理解について述べたい。一口に思考と言っても事柄は広くかつ複雑であるが、次のいくつかの事柄は基本的に了解できるのではないだろうか。

- 1) 人間で最も発達した脳の働きである。
 - 2) 暗算は思考の最も単純な例である。
 - 3) 目を瞑って頭の中で町の風景を思い起こすのも一種の思考である。
 - 4) 言語機能はシンボルを使う型の思考であるが、直観的、抽象的な非言語的思考もある。
- さらに、少し穿って考えると、
- 5) 思考は、記憶、特に短期記憶の機構の支持が必要である。
 - 6) 思考は行動の一種である。動機付けの機構

1992年1月7日受理

Brain Mechanisms for Thought

*理化学研究所国際フロンティア研究システム, Masao Ito : Frontier Research Program, Riken

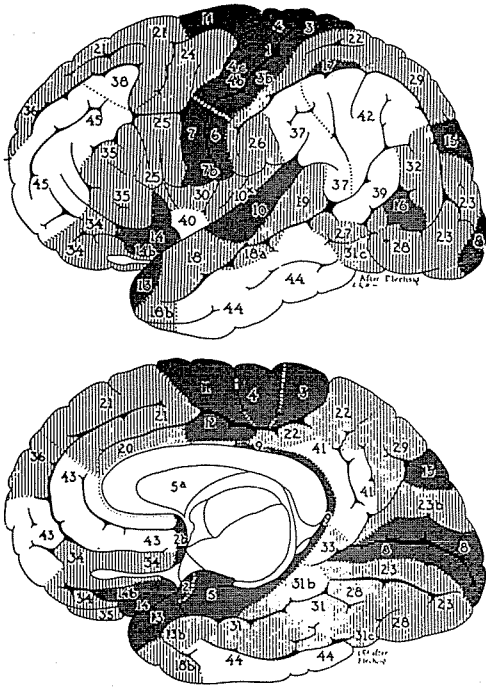


図1 ヒト大脳皮質の髄鞘化の時期のずれ
空白の部分が最も遅く、縦縞の部分がかこれに次ぐ。(Flechsig より)。

や、結果の価値判断の機構は互いに共通している。

- 7) 運動と思考には共通した面がある。運動で手足を動かすように、思考では頭の中の観念や概念を動かす。

ここではこれらの基本的な考えを裏付ける脳生理学の最近の知見を紹介したい。もちろん判らぬことも多く、推論を交えての話であることをお断りしておきたい。

大脳の新・新皮質の役割

大脳皮質には感覚信号が入ってくる感覚野と運動の指令信号を送り出す運動野があるが、その他に大脳の外部とは直接の連絡がなく大脳皮質の中だけで相互につながりあっている連合野が区別される。動物が高等になるにつれて連合野が大きく発達し、人間では大脳皮質面積のほぼ3分の2を占める。

連合野の中でとくに個体発生がおそく神経細

胞の軸索突起が髄鞘とよばれる被覆をかぶるのが遅れる部分がある(図1)。個体発生は系統発生を繰り返すというヘッケルの法則によれば、これらは進化上もっとも新しい脳の部分にあたり、Eccles (1990) はこれを新・新皮質と呼んだ。思考機能が人間でとくに発達した脳の機能であることを考え合わせるとこの新・新皮質こそ思考機能の座であると推論される。

最近人間の脳皮質の局所血流量の変化を頭の外から調べる方法が発達し、思考に際して活動する大脳皮質部位が特定されるようになった。50から3を次々と引く暗算を続けるとき大脳の15の小領域で血流量の増加が起こることをRoland and Friberg (1985) が示している。また、椅子に坐って眼を瞑ったまま心の中で、家の扉を開けて外へ出てまず右へついで左へというように道を辿る時に見えるはずの風景を想像する時には約30の小領域で増加が見られる。これらの小領域はいずれも大脳皮質連合野、特に前頭葉にある。

ジグルと呼ばれる一種の言葉の遊びをするときも新・新皮質の血流量に増加が見られる。言葉の意味を解釈するとき前頭葉の連合野の活動の増加がみられることも報告されている(Peterson et al, 1990)。現に、ウエルニッケの後言語野、ブローカの前言語野のいずれも新・新皮質に位置している。

大脳の左右半球のうち言語野のある側を優位脳、反対側を劣位脳と呼ぶ。Sperry らの研究以来よく知られるように、優位脳の働きは言語的、分析的、論理的であるのに対して、劣位脳の働きは総合的、大局的、直観的である。したがって言語的思考と非言語的思考、論理的思考と直観的思考がそれぞれ優位脳と劣位脳の新・新皮質で営まれると推論される。

大脳辺縁系の役割

このように思考は大脳の新・新皮質を中心に営まれていると考えられるが、思考を支える基盤の機能はそれ以外の脳部分に広く広がっている(図2)。

辺縁系の一部である海馬は従来記憶装置とさ

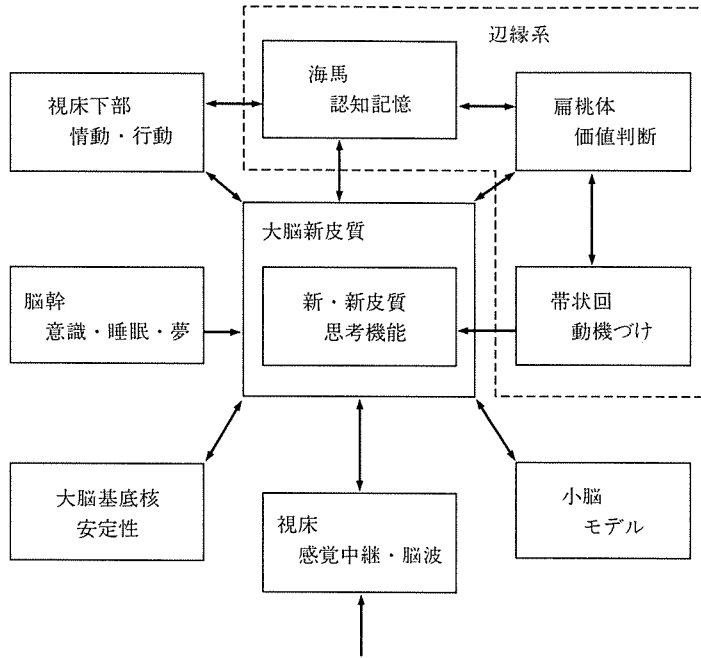


図2 脳の思考システムの全体像

れてきたが、最近海馬が損傷されると新しい出来事は記憶できなくなるのに、古い記憶は残ることがはっきりしてきた。長期にわたる認知記憶が蓄えられるのは大脳の新皮質であり、海馬は新皮質に記憶が固定される過程に重要な役割を演ずるものとされる。

辺縁系のなかでも扁桃体は刺激の生物学的価値判断の座とされている。その損傷は価値判断を狂わせ、動物は本来恐れるべき刺激を恐れなくなり、餌と異性をとり違えたりするようになる。思考の結果についてわれわれが満足したり、不満を感じるのは、思考内容についての価値判断である。思考におけるような生物学的というより文化的、社会的色彩の強い情報の価値判断にはもちろん大脳皮質の関与が大きいのであろうが、その根底にはやはり扁桃体機能があるのではないかと想定される。

大脳辺縁系の一環をなす帯状回は、動機づけの中枢とされている。やる気をおこす場所といわれる。思考についていえば、考える気を起こさせる、積極的に考えるなどの事柄は恐らく帯状回の働きによるのであろう。この働きは帯状

回からは前頭葉の連合野への線維投射により伝えられるのである。

このようにしてみると、思考の情報処理をするのは新・新皮質であるが、これを操り、その働きを評価する機構は大脳辺縁系の方にある。これでは大脳辺縁系の方が主人で新・新皮質はむしろ従者ということになる。思い起こせばバプロフは大脳皮質を分析器と呼んだ。この分析器を使っているのは大脳辺縁系なのか、あるいはこれに繋がる別の大脳皮質領域なのであろうか。これは心の主体に係わる重要な問題である。

皮質下構造と脳幹の役割

大脳皮質下トリオと呼ばれる3大構造が視床、大脳基底核、小脳である。これらはいずれもそれぞれ違った様式で大脳皮質の機能をバックアップしている。

視床は大脳皮質に信号を送り込む大中継基地であると同時に脳波、特にアルファ波の発生源と考えられている。脳波の意義は必ずしも明確ではないが、これにより大脳の神経回路網の動作モードの設定が行われていると考えられないでもない。また、大脳皮質は何時も全体が活動しているのではなくてサーチライトのように一部を照射して活動させる仕組みがあり、これが意識の流れを一つに制限しているとのCrickとMitchison (1983)の仮説があるが、このサーチライトの所在として視床が想定されている。

大脳基底核は大脳皮質の全面から入力を受ける一方、前頭葉に出力を返しており、大脳皮質の働きに密接に関与していることが考えられる。大脳基底核の損傷で体がひとりで動き出して止まらなくなる舞踏病や逆に寡動になるパーキンソン病が起こる。このことから筆者は複雑なシステムである大脳皮質神経回路網の安定装置の意味があるとの仮説を提案している (Ito,

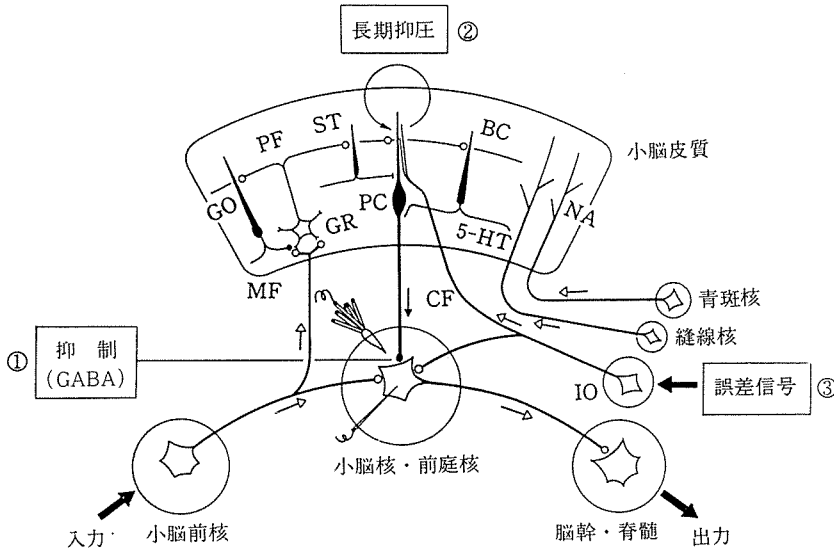


図3 小脳の皮質核微小複合体の構造
 IO：下オリーブ, NA：ノルアドレナリン, 5-HT：セロトニン, MF：苔状線維, CF：登上線維, PC：プルキンエ細胞, BC：バスケット細胞, GR：顆粒細胞, GO：ゴルジ細胞, PF：平行線維, ①, ②, ③は皮質核微小複合体の動作の基となる三つの事実。

1986)。

小脳と大脳皮質の間には大小脳連関と呼ばれる密接な相互結合がある。進化の上からみると小脳はもともと延髄、脊髄機能と関連して発達してきたが、大脳皮質の発達につれて小脳半球部が著しく発達した。人間では大脳連合野の発達と連動して小脳半球部の外側が発達している。従来、小脳は運動の中核と考えることが多かったが、小脳半球部の外側は損傷しても運動症状が起こらず、運動よりもむしろ精神機能との結びつきが示唆される (Leiner et al, 1986)。筆者は小脳の神経回路網機能の一般的な考察から小脳が大脳の思考機能に対して一種のシミュレーターとして寄与する可能性を想定しており (Ito, 1991), このことは後で解説する。

脳幹機能の一つに睡眠・覚醒がある。睡眠は

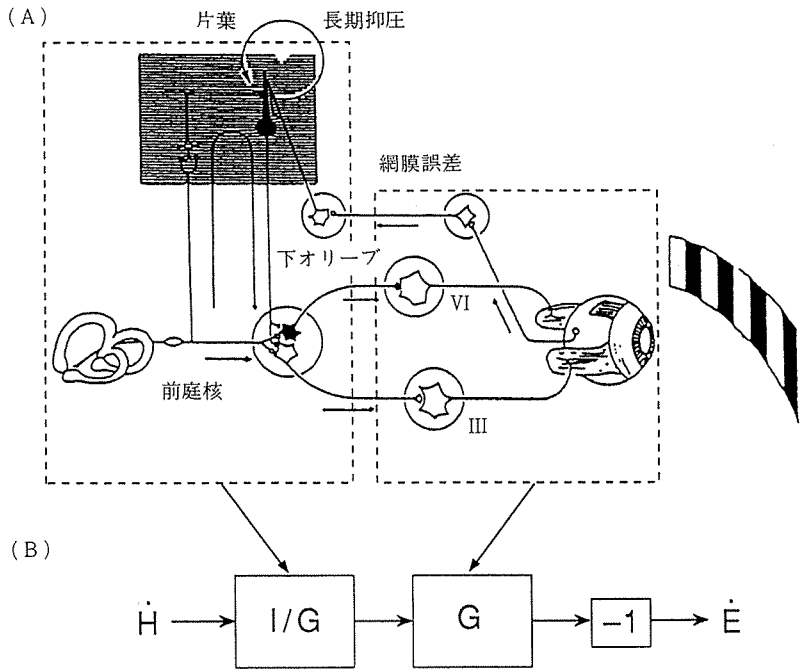


図4 前庭動眼反射の小脳制御

レム睡眠とノンレム睡眠の二つの型態があり、レム睡眠では夢をみており、いわば体は寝ているが頭は起きていると形容される特殊な状態が起こる。この夢見の意義については大脳の神経回路網が昼間受けたたくさんの情報のうち無用のものを清掃して新たな活動に備えるのである

との Crick (1984) の仮説は興味深い。しかし、一方では重要な情報だけを永久記憶に写しかえる過程であるとの解釈もある。いずれにしてもレム睡眠を妨げると思考機能が減退することは事実であり、新・新皮質の働きの維持にレム睡眠が重要な役割を果たしていると考えられる。

小脳の思考モデル機能

小脳皮質の神経回路は脳幹、脊髄から小脳核あるいは前庭核を通してまた脳幹へと流れる信号路の上に跨がっている (図3)。核への入力信号は苔状線維により小脳皮質にも伝えられ、平行線維を通してプルキンエ細胞にいたり、最後はプルキンエ細胞の抑制信号として再び核に伝えられる。つまり小脳皮質は核を流れる信号を抑制により調節している。小脳皮質に延髄の下オリーブからも一つの登上線維が投射し、プルキンエ細胞に直接強固なシナプス結合をする。この登上線維が運動の誤差信号を伝えることがいくつもの例で示されている。運動に失敗したとき、意図した所と違ったときに登上線維に信号が起こる。登上線維の信号が苔状線維の信号とプルキンエ細胞の上で衝突すると長期抑圧と呼ばれるシナプス可塑性が発現する。すなわち、プルキンエ細胞が平行線維と登上線維の両者からはほぼ同時に信号を続けて受けると、平行線維とプルキンエ細胞間のシナプス伝達効率が低下する。これはシナプスの受容体の感度の低下によることが判明している (Ito, 1989)。

小脳皮質の頭の前後方向に長く伸び、10平方mm程度の大きさを持つ微小帯域が小脳核、前庭核、下オリーブの細胞群と繋がって機能単位となる。この小脳の皮質核複合体がいろいろな機能系に挿入される。

例えば、小脳の片葉は前庭核と複合体をつくり、前庭動眼反射の経路に挿入されている (図4)。この反射は頭の動きに際してこれと反対方向に目を動かして視野の振れを防ぐ働きをする。しかし、この反射自身は負のフィードバックを持たない前向き制御系であり、フィードバックによる自己修正が利かないから外乱や内

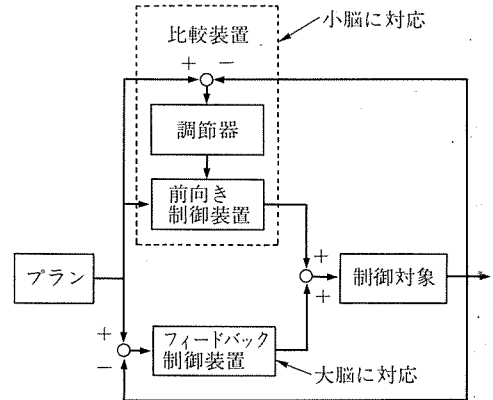


図5 随意運動及び心的活動の小脳制御系モデル
随意運動の時は、フィードバック制御装置に大脳皮質運動野、運動前野、補足運動野をあて、制御対象に四肢をあてる。心的活動の時はフィードバック制御装置と制御対象に大脳皮質の二つの領域を当てて考える。

部パラメータの変化の影響をもろに受ける。つまり、反射だけでは正確な動作を維持することはできない。そこで、片葉がこの反射に組み込まれ、反射の誤差を検出して、それを最小にするように反射の起き方を調節する一種の適応制御装置として働くものと考えられる。

図4 Bでは前庭動眼反射系を制御装置と制御対象の二つに分けて考える。反射が理想的に働けば入力の頭速度と出力の眼球速度は方向が反対で大きさは同じになるはずである。制御対象の動特性をGとすると、制御装置の動特性はその逆数でなくてはならない。片葉の機能を一口で言えば、制御装置の動特性を $1/G$ に調整することであるといえる。

随意運動で腕を動かす場合を考えてみよう。始め視覚などのフィードバックに頼りながら練習すると、あとは目をつぶったままフィードバックなしに前向き制御の形で行うことができるようになる。そこで、この系では始めはフィードバック制御系が働くが、そのうちに前向き制御系の調節が進みこれが系全体の振舞いを担うようになることができる (図5)。

この前向き制御系の動作は、制御装置に与えられた腕の描くべき軌跡 (入力) と腕が描いた

実際の軌跡（出力）が等しくなれば理想的である。そのためには、腕の動特性Gに対して制御器の動特性が $1/G$ になればよい。つまり、随意運動においては、大脳皮質による練習中に小脳の前向き制御器に腕の逆ダイナミクスをそっくり表現するようなモデルが出来上がればよい。そうすれば軌跡の指令は小脳を通じて腕を正確に制御することができるようになる。この考えはKawato et al (1987)が提案し、ロボットの腕の制御に用いたもので、シミュレーション研究により学習の経過がよく示されている。

図5の図式は非常に一般的で、制御装置や制御対象に何を持ってきても当てはまる。例えば、大脳の領域1が領域2を対象としてフィードバック制御する時、小脳は領域1の働きを前向き制御の形で肩代わりするシミュレーションモデルとして機能することが想定される。領域1が注意を集中してフィードバックに頼りながらある制御を領域2に及ぼす間に小脳に領域1の働きをそっくりシミュレートするモデルが出来上がり、その後は小脳を通じてフィードバックなしに前向き制御が行われると考える。はじめ苦労して考えるとあとはあまり意識せずに自動的に考えが進むというわれわれの日常経験からも納得できる考えではなかろうか。心理学には思考、推論といった大脳の働きをメンタルモデルを動かし制御することであるとする考えがあり、小脳にそのようなメンタルモデルが形成されて思考機能に役立てられると考えることもできる。

これまでは小脳の精神活動への関与については否定的な意見が強かったが、最近頭のなかでテニスのプレイを想像したり、暗算をすると小脳の活動が増大することが報告されている。言葉の意味の翻訳に際して小脳半球の活動が高まるとの報告もある (Petersen et al 1990)。今後そのようなデータが増えるものと期待される。

脳機能の統合の謎

このようにしてみると、思考は新・新皮質だけで成立するものではなくて、脳全体を包含す

る統合的な働きと考えねばならない。ではそのような脳の全体の働きを見守り、脳の多くの部分の働きを協調させるオーケストラの指揮者のようなものは脳の何処にあるのだろうか。これは自意識の問題にはかならず、脳生理学の最終問題ともいえる難問である。

現在この統合機構については不明のままであるが、可能性として二つのことが考えられている。一つはコーヒーレンス説ともいうべきもので、脳の離れた部分の活動が共鳴し動機するメカニズムが脳に備わっていると想定する。ネコの大脳皮質において刺激に応じて40Hzの周波数を持つガンマー波の発生することからこれが共鳴波であると考えられたり (Crav & Singer, 1989)、ネコの大脳皮質の遠隔領域で同期して発火するニューロン活動が報告されている。かくして、脳の遠隔部が機能的に連合してその時々統合状態を現出させると想定される (Crick & Koch, 1990)。しかし、それ以上詳しいことはまだ何も判っていない。

これに対して、古典的な解剖学的結合により、脳の遠隔部の活動が一箇所に集められここで統合される可能性も依然残されている。上記の大脳辺縁系には大脳皮質の多くの領域から信号が流入し、またここから前頭葉連合野へと信号が送り出される。大脳全体の活動をモニターするにはよい戦略地点である。大脳辺縁系の脳機能統合における重要な役割が示唆される。

文 献

- 1) Crav CM and Singer W : Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. Proc Nat Acad Sci USA 36 ; 1698-1702, 1989
- 2) Crick F : Function of the thalamic reticular complex ; The search light hypothesis. Proc Nat Acad Sci USA 81 ; 4586-4590, 1984
- 3) Crick F, Mitchison G : The function of dream sleep. Nature 304 ; 111-114, 1983
- 4) Crick F, Koch C : Towards a neurobiological theory of consciousness. Seminars in Neurosciences 2 ; 4, 1990
- 5) Eccles JC : 脳の進化 (伊藤正男訳) 東大出版

- 会 1990
- 6) Ito M : Neural systems controlling movements. *TINS* 9 ; 515-518, 1986
- 7) Ito M : The long-term depression. *Ann Rev Neurosci* 12 ; 85-102, 1989
- 8) Ito M : A new physiological concept of cerebellum. *Rev Neurol (Paris)* 146 ; 564-569, 1990
- 9) Kawato M, Furukawa K, Suzuki R : A hierarchical neural network model for control and learning of voluntary movement. *Biol Cybern* 57 ; 169-185, 1987
- 10) Leiner HC, Leiner AL, Dow RS : Does the cerebellum contribute to mental skill? *Behav Neurosci* 100 ; 443-453, 1986
- 11) Petersen SE, Fox PT, Posner MI, Mintun M, Raicle ME : Positron emission tomographic studies of the processing single words. *J Cogn Neurosci* 1 ; 153-170, 1990
- 12) Roland PE, Friberg L : Localization of cortical areas activated by thinking. *J Neurophysiol* 53 ; 1219-1243, 1985

Brain mechanisms for thought

Masao Ito

Frontier Research Program, Riken

Information processing for thought is conducted in the neo-neocortex, i. e., the evolutionary newest area of the cerebral cortex. Function of cerebral cortices is supported by a number of other parts of the brain. General concepts of physiology that the hippocampus provides a memory apparatus, amygdala an evaluator, cingulate gyrus a motivating mechanism, suggest that the limbic system motivates, supports and evaluates information processing for thought occurring in the cerebral cortex. The thalamus

generates brain waves which would set a mode of operation of the cerebral cortex. The basal ganglia may act to stabilize operation of the cerebral cortex, while the cerebellum may enable the brain to conduct thought in a feedforward manner, i. e., automatically without conscious concern. This hypothesis of the cerebellar thought function is based on a similarity of movement and thought ; while an arm or a leg is moved in movements, an idea or a concept is manipulated in thought.