比較神経解剖学と比較認知科学の統合

慶応義塾大学文学部 渡辺 茂

Integration of comparative neuroanatomy and comparative cognition

SHIGERU WATANABE

Faculty of letters, Keio University

Abstract Neuroanatomy is a science of form, whereas cognitive science is a science of function. Comparative neuroanatomy and comparative cognition, however, share a common interest, that is, the evolution of form and function. Pigeons and humans show apparently similar higher visual cognition, but their brain mechanisms are different. Functional constraints caused by differences in the brain structures are still unknown. Interpretation of function by form is the traditional way of explanation in biological sciences, and hence the integration of comparative neuroanatomy and comparative cognition should provide such an approach.

Key words : evolution, brain, avian visual system, comparative psychology

0) はじめに

ごく少数派の人たちは言う。「機能抜き」の神経解剖研究はナンセンスだ、神経解剖抜きの機能研究は怠惰だ。」

本稿は2007年の日本動物心理学会の会長講演を元にしたものである。心理学の中で動物心理学はマイノリティである。筆者は鳥類を被験体とすることが多いが、鳥の研究では神経科学や神経解剖はやはりマイノリティである。以下、どこに行ってもマイノリティである筆者がなんとか一分の存在を主張するごまめの歯ざりである。

1) 比較認知科学

行動を比較する際に比較解剖学を参考にしようというのがコンラット・ローレンツが比較行動学 (Ethologie) を構想した時のアイデアであった (Lorenz, 1978)。化石資料がほとんど求め得ない行動においては、その進化を再構成するには現存動物の比較から行う他ない。そこから現存動物の行動にいかに関係を求めるといふ研究が始まった

のである。比較行動学が当初から異なる種での比較を行っていたのに対し、心理学における動物実験は少数の種のモデル動物での行動の一般理論の構築を主眼においていた。行動主義心理学以前にも W. Wundt は擬人主義による動物心理学を提唱している (Wundt, 1894)、進化論はその心理版というべき J. G. Romanes の動物心理学を生み出している (Romanes, 1883)。C. L. Morgan の動物心理学もまたヒトの内観からの演繹による心理学である (Morgan, 1894)。しかし、彼らが考えた「心の進化」は畢竟ヒトの心理を頂点とする単線的な進化観である。Morgan の弟子であった M. F. Washburn のように動物の意識そのものを研究対象とした心理学者もいる (Washburn, 1917)、米国においては、T. C. Schneirla のように比較そのものを標榜した心理学者もいたが (Maier & Schneirla, 1935)、やはり一時期の心理学における動物研究は一般理論、とくに学習の一般理論の構築に主眼がおかれていたというべきだろう。

いわゆる認知革命について、あらためて述べることはしないが、時代精神として「認知」という言葉の「自由化」(liberalization) が起きたことは否めない。神経科学では J. O'keef と L. Nadel の「認知

地図としての海馬」が登場したし(O'keef & Nadel, 1978), 動物行動学においてはD. R. Griffinの認知動物行動学が登場した(Griffin, 1976)。現在では認知生態学(cognitive ecology), 認知鳥類学(cognitive ornithology)といった用語も登場するようになった。いまや, 自由化というよりインフレというべきかも知れない。

認知科学自体はむしろ, 実行機関が機械であるか, ヒトであるか, あるいは動物であるかを問わない, 認知の一般理論を目指すのが正統だと思われる。もちろん, 認知科学, とくに認知心理学の出自は単系ではないので, うんざりするほどメンタリスティックなものから計算論一本槍のものまでさまざまな展開がある。いずれにしても比較認知科学が認知の一般理論の頑健性を実証するためにさまざまな動物でのテストを行う, という立場でもないかぎり認知科学の中では異端というべきだろう。比較行動分析という言葉も登場したが, これは短命に終わったようである。行動分析の創始者であるB. F. Skinner自身は系統発生的随伴性(phylogenetic contingency)に十分関心があったのだから, これは少々気の毒にも思える。不肖の弟子が多かったというべきか。

比較認知科学の目的には, ヒトの心理の理解のためにその進化的起源を明らかにする, というものと, 様々な動物の行動の多様性そのものの理解から, 「心」と言語的に記述される神経系の一連の機能がどのように発生し, 進化をとげたかを理解しようとするものがある。前者はローレンツ以来の正統である。後者は極端にいえばある種の心の相対主義の立

場であるが, 厳密には文化相対主義がそうであるように多くの問題点を内包している(渡辺, 1998)。

2) 比較解剖学の目的と歴史

比較認知科学がついこの間誕生したのに対し, 比較解剖学は長い歴史を持っている。さまざまな科学がそうであるようにアリストテレスに遡ることができる。しかし, 近代の比較神経解剖学は19世紀末から20世紀初頭の誕生とみることができる。つまり, C. Golgi, R. y. Cajal, J. B. Johnstone, L. Edinger, K. Brodmann といった巨人たちが登場した時代である。Nieuwenhuys (1998) は「比較神経解剖学の目的は中枢神経系とその部分の形態, 構造の解明である」としており, 機能は含まれていない。つまり, 「何であるか」という問いであり, 「何をするか」という問いではない。しかし, さらに深読みをすると形に違いがあれば機能に違いがあるのは当然だという前提があるのかもしれない。Brodmannの脳地図は彼の顕微観察の主観的判断によるものだが, いまだに機能研究で参照される。

生物科学における比較研究の目的は進化の解明であるが, 現在まで続くいくつかの論争がある。あらゆる動物はひとつの祖先(proto-animal)から出発したとするのか, 複数の祖先から出発したとするのかは論争者の名前に因んでCuvier-Geoffroy論争といわれるものである。Streider (2007) によれば, これは未だに解決されていない問題だという。例えば, 脊椎動物の神経系は胚の背側部から発生するが, 無脊椎動物では腹側部から発生する。このことは,

Figure 1. Edinger-MacClean's model (left) and Johnstone's model (right). Many neuroanatomists support the latter model recently.

脊椎動物と無脊椎動物では神経系の起源が違うことを示唆するように思える。しかし、脳や目の形態形成に関わる転写因子 Pax6 はショウジョウバエでもブラナリアでもマウスでもヒトで共通である。このことは共通の形態形成の機構を示唆する。

もう一つの重要な論点は脳における「新しい」部位の出現である。もともとは Edinger (1908) のアリストテレス的な自然の階段という考え方に立脚する。脊椎動物の進化の過程でたえず新しい部分が古い部分にくわわるという形で脳が進化してきたとする。脊椎動物の脳でもっとも古い部分は線条体であり、原始的な脊椎動物である魚類は旧線条体 (paleostriatum) しか持っていない。これはヒトの淡蒼球 (globus pallidus) にあたる。両生類はこれに加えて、ヒトの扁桃体に相当する原線条体 (archistriatum) を持つ。爬虫類になるとさらにすすんだ新線条体 (neostriatum) を持ち、これはヒトの尾状核 (caudate nucleus)、被殻 (putamen) に相当する。大脳背側部は外套 (pallium) になるが魚類では2-3層の旧外套しかもたないのに対し、爬虫類は原外套をもち、ヒトは6層の新皮質をもつに至る。この考え方は後に MacLean (1970) が、爬虫類脳、原哺乳類脳、新哺乳類という区分をし、われわれの脳のなかには爬虫類の脳があるという素人受けのする表現をしたため、今日でもこの考えを鵜呑みにしている研究者がいる。

しかし、別の考え方は脊椎動物の脳は基本的に同じ構造をもっているとするものである。J. B. Johnstone Club (比較神経解剖学の学会) にその名前をとどめている Johnstone (1923) がその考え方の典型である。彼は脳の進化の中で全く新しい構造が突如出現したことはないと主張している。たとえば、哺乳類の大脳の特徴は新皮質といわれる層構造で6層に細胞が分かれた美しい構造がみえる。P. D. MacLean によれば、これは哺乳類が獲得した新しい脳である。両生類の大脳には層構造のある新皮質がないがいくつかの部分に分かれた外套がある。このうち内側外套は哺乳類海馬に相当すると考えられるが、背側外套は新皮質に、外側外套が嗅皮質に相当すると考えられる。その理由は視床からの投射にある。両生類背側外套は哺乳類新皮質と同様に背側視床から投射をうける。爬虫類になると背側外套は D1, D2 に分けられ、背側視床から視覚系の入力を受けるのは D2 の方である。このように哺乳類の新皮質は突如現れたものではなく、両生類までその起源をたどることができる。

鳥の脳の名称は Edniger-MacLean の発想にしたがって命名されていた。つまり大脳のほとんどの部位は線条体とされていたのである。これが不適切だ

ということは1960年代から言われていたが、実際に改名がおこなわれたのはごく最近になる。1997年からデューク大学の E. D. Jarvis, テネシー大学の A. Reiner, オークランド大学の M. Wild, 南フロリダ大学の清水透らが中心となって構想が練られていた。米国の国立科学基金と国立衛生研究機関の援助を得て、デューク大学でおおよそ30人の研究者を集めた会議が開かれ、名称変更に至った (Reiner et al., 2004)。合意に達した新しい考え方では大脳における、外套、線条体、淡蒼球はすべての脊椎動物に共通する構造だと考える。すなわち、魚類においてもこれらの構造は最初から存在するのであり、爬虫類や哺乳類に進化することによって魚の脳につぎつぎと新しい構造が加わっていくものではない。外套は動物によって構造の違いが見られ、高外套は鳥類にしか見られず、中外套、巢外套、古外套からなる DVR (dorsal ventricular ridge) は鳥類と爬虫類に特徴的な構造である。他方、新皮質は哺乳類のみに見られる。鳥の大脳の大きな部分は哺乳類の皮質と同じカテゴリーになったのである。なお、海馬、嗅皮質などでは名称変更はなかった。

3) 脳の全体的進化

脳の進化の評価には、脳の絶対的な大きさも用いられるが、脳重/体重のアロメトリーがよく用いられる。アロメトリーは T. H. Huxley らによって導入された考え方であり、例えば体重と脳重の関係といった測度間の関係を問題にし、脳研究においても多く用いられている (Healy & Rowe, 2007)。特筆すべきは Jerison (1973) が非常に早い時代に脳の増大と知能を関連づけていたことで、その後の多くの脳進化と心の進化を結びつける研究の嚆矢となった。

脳は神経細胞 (とグリア細胞) からできているが、細胞自体はそうそう小さくすることはできない。他方、生存に必要な基本的な機能はヒトでもネズミでも同じように必要である。歩くためには足を動かさなくてはならないし、感覚情報の処理もしなくてはならない。小さな動物は相対的に脳が大きくなるが、これは、神経細胞という脳の素材による制約である。体の大きさと脳の大きさに一定の関係はあるのだから、その一般式を作り、その係数として脳の大きさをしめすことはできる。これが脳化係数である。両者の関係は次のように表せる。

$$\text{脳化係数 } H = K \times C^a$$

ここで H は脳重、C は体重、a は常数、そして K が係数になる。本来は2つの実測値 H と C、2つの未知数 a と k があるわけだから、この式は解けない

が a については経験的に求める。Dubois (1987) は似たような動物 (たとえばネコとトラ) が同じ K を持つことを仮定して a を計算している。したがって、いくつかの値が提唱されているが、よく知られているのは von Bonin (1937) の $2/3$ というものである。これはほぼ表面積に対応する。もう一つよく使われる 0.75 は基礎代謝率に対応する。

もうひとつの指標は期待値との差を使うものである。さまざまな動物の体重と脳重の両対数関係を図に記していくと多角形ができる。その主軸をもとめる。主軸の上にある動物は体の割に脳がおおきく、下の動物は脳が小さいということになる。動物の体重がわかれば、そこから期待される脳重がわかる。期待値 (E_e) と実測値 (E_t) の比率をとれば、脳の大きさの指標、脳化指数を計算できる。

$$\text{脳化指数} = E_t / E_e$$

しかし、直線の傾きはデータに依存するから、哺乳類だけで計算した場合と脊椎動物全体で計算した場合では傾きが異なってくる。

このようにして体重と脳重の関係を図にしてみると、脊椎動物のなかで脳を大きくしたグループとそうでないグループがあることがわかる。哺乳類と鳥類は脳を発達させたグループであり、魚類や爬虫類は脳を発達させなかったグループである。脳は多くの酸素、多くの糖を必要とするコストのかかる器官であるから小さな脳にするのもひとつの適応戦略なのである。哺乳類ではヒト、象、クジラなどが特に脳を大きくしている。鳥類ではオウムやカラスが脳

を大きくしている。恐竜のなかにも脳が大きいものがあるし、魚類ではクマノミなどが大型脳である。大型脳グループと小型脳グループの違いはあるが、それぞれのグループのなかでまた脳を大きくした種とそうでない種がある。このことは脳の大型化が進化のなかで相互に独立に何回も生じていることを示唆する。小型脳への進化も見られる。硬骨魚類ではウナギが、両生類ではサンショウウオが脳を小型化している。

あまり見かけなくなったが Progressive Index (PI) というものもある。

Progressive Index (PI)

$$= \text{brain} / \text{brain of reference species}$$

この式は、原型となる動物から脳がどのくらい大きくなったかを示すものである。もちろん、本来の原型動物は存在しないので、哺乳類の場合は食虫類などを参照動物とする。なお、ヒトの PI は 3000 である (Baron, 2007)。

脳の大きさの測定は簡単そうに思えるがいくつかの技術的問題がある。まず標本のサンプリングの問題がある。ある動物種のたくさんの標本があるわけではないから、その標本が本当にその種を代表しているかという問題がある。野生動物の場合、年齢、性、健康状態などを一致させることは難しい。また、測定する脳は通常固定されている。したがって、固定液による収縮も問題になる。収縮を補正する式も作られているが、収縮の程度は脳の組織に依存するから、一様に収縮するわけではない。化石資料で頭蓋

Figure 2. Relationship between body weights and brain weights. There are large brain groups and small brain groups in vertebrates. Some species in each group challenged to have bigger brains.

から脳を推定する際には別の問題もある。たとえば、爬虫類では頭蓋と脳の間隙があり、正確な脳の推定を妨げている。最後に統計学上の問題もある。哺乳類の場合、多くの齧歯類のデータがあり、したがって回帰直線を用いる場合には、齧歯類にバイアスがかかることになる。最小多角形の主軸ではこのようなバイアスを避けることができる。直線の推定にはさまざまな方法があるが、幸いなことにそれほどの差はでない。なお、脳全体の大きさの機能的意味についてはそれを疑う意見もある(Healy & Rowe, 2007)。

4) 脳の部分的進化

動物の脳の外見が違うのは発達している部位が違うからである。ネズミの脳はヒトの脳の縮小コピーではない。ネズミの脳で発達している嗅球はヒト脳では大脳皮質に隠れて底からみなくてはわからない。逆にヒト大脳の回はネズミにはない。哺乳類と鳥類では脳のなかでも大脳が大きい。一方、鳥類と魚類の類似点は中脳が大きいことである。中脳はもともと視覚脳であり、魚類、鳥類が視覚動物であることを示す。魚類、鳥類とも水中か空中かという違いはあっても運動が3次元的であり、このことと中脳の発達とは関係がある。このような相対的な形態の変化があるのは脳がモザイク型進化といわれるものをするからで、脳のある部分の増大は他の部分に影響を与えず独立に大きくなる場合がある(Barton & Harvey, 2000)。上丘はラットでは小さくジリスでは大きい。他の大脳や小脳の大きさは両者でかわらない。モザイク進化の評価のひとつは前述したPIのようなもので、参照としてある部位、通常は脳幹や線条体を取り、他の部位の差別的発達を示すものである。もちろん、ある部分の増大はそれに付随して

他の部分の増大をおこす場合があり、これは受動的進化といわれる。

脳のある部分の発達は機能の発達と関係する。ある機能を担っている神経組織の量はその機能の量に対応している。ある部位が大きくなれば、他の部位への投射へ侵入し、かつ新しい投射も獲得する。つまり、ある部位が大きくなることは細胞が多なるばかりでなく、ネットワークが大きくなることを意味する。哺乳類の大脳皮質を比較すると表面積は小さいものから大きいものまで1万倍くらいの違いがあるのに対し、その厚みはせいぜい10倍程度の違いである。つまり、大脳皮質は厚さではなく水平方向に広がったのである。新皮質では縦方向の円柱(column)がひとつの機能単位となっており、この円柱をならべたものが皮質なのである。水平方向への発展は結局この円柱の数的増大である。

大脳の進化でもうひとつ重要なものは白質、つまり線維連絡の増大である。白質の進化は非線形的である。霊長類で比較するとマーモセットでは白質が脳に占める割合は10%以下だが、ヒトでは34%にもなる。皮質面積の増大要請に対する回答のひとつは回による表面積の拡大であるが、回もむやみに多くできない。皮質と皮質の間には連絡のための空間が必要だからである。ホフマン(Hofman, 2001)は情報処理器官としての脳の進化のシミュレーションをおこなっている。脳全体が3000cm³の霊長類を想定すると白質の割合は1/2にもなる(実際のヒトでは1/3)。大脳皮質(灰白質と白質)の増大は皮質下の構造の大きさを圧迫する。脳全体が3500cm³の時に大脳皮質の構造が最大値になり、それ以上大脳皮質を増大させると皮質以外の構造は小さくなり始め、8750cm³では理論上0になってしまう。これらのことからホフマンは、特別な進化がないかぎり、現在のヒト脳の2-3倍の大きさに情報処理器官としては限界に達するとしている。

Radial unit hypothesis

Figure 3. Evolution of neocortex. The neocortex consists of columns, thus enlargement of neocortex means increment in number of the column. Enlargement of cortex is, therefore, radiation in the horizontal plane.

5) 成因的相同と系統分岐分析

Simpson (1961) は相同を共通祖先に戻る形質であると定義した。位置の類似性、線維連絡の類似性、中間種における類似性の連続性といった形態的には部分相互の相対的位置が相同の定義とされる(Nieuwenhuys, 1998)。相同関係になくても形が類似する場合がある。成因的相同(homoplasy)といわれるものである。系統分岐分析を神経解剖学に導入したのはNorthcutt (1984) である。もし、ある種がある形質を獲得すると、それ以降に出現した種はその形質を保持することになる。しかし、類似した形質が進化の過程で独立に出現する場合もある。たとえば、大脳の回、いわゆる皺の発達はヒトの大

脳の特徴であるが、同時にゾウやイルカ、トゲネズミにも見られる。したがって、相同ではなく成因的相同なのである。系統分岐分析は特定の形質の進化の研究には有効な方法であるが、種の進化については問題点がないわけではない。それは分析に使われる形質への依存性である。違う形質のセットによって分析を行うと別の結果が出る可能性がある。相同の定義である共通祖先の同定には化石研究が欠かせないが、行動ほどではないが、脳のような軟組織は化石として残りにくい。

6) 鳥類視覚認知と視覚脳

実験心理学の初めの実験動物はネズミであったが、やがてハトが多く用いられるようになった。その理由のひとつにヒトは視覚動物であるが、ネズミはそうではなく、一方、ハトは視覚動物であるということがある。もちろん、ヒト視覚系とハト視覚系には多くの違いがある。まず、目のつき方が違う。ヒトの目は顔の前方についているが、ハトの目は側方についている。したがって、両眼視野はヒトで大きくハトで小さい。ただし、これは哺乳類と鳥類の違いではない。草食動物の多くは側方眼をもっているし、鳥類でもフクロウなどは前方眼である。一般に遠くを監視する被捕食者は側方眼が多く、最終的に近間の接近戦をしなくてはならない捕食者は前方眼が多い。さらに中心窩にも違いがある。側方眼であるハトは前方視のための中心窩と側方視のための中心窩を持っている。機能的には広い範囲を監視しながら餌を啄めることになるが、この視覚世界をヒトが想像することは難しい。ヒト眼底は血管に富んでいるが、ハト（鳥類）では櫛状器官がその役割を果たしている。網膜レベルでも違いがある。ハトでは光が視細胞で膜電位に変換される前に油粒といわれるカラーフィルターを通るがヒト網膜ではそのようなものはない。視細胞の感受性にも違いがある。視細胞は選択的な変換器であるが、電磁波の一部しか膜電位に変換しない。ヒトの場合は変換できる電磁波の範囲はおおよそ400–700ナノメートルであるが、ハトの場合は紫外線にも感受性がある。現在多くの視覚実験で真空管または液晶のディスプレイが用いられるが、当然のことであるがこれらの色表示はヒトの視覚系用に開発されたものであり、ハトにとっては波長情報の欠落を意味する。

しかし、これらの末梢的な違いにもかかわらずハトはヒトに比肩し得る高次な視覚認知を示す。このようなハトの高次視覚認知研究の嚆矢となった研究はR. Herrnsteinによるものである(Herrnstein & Loveland, 1964)。いまさら紹介するまでもないが、彼らはそれまでの実験のように厳密に刺激を定義す

るのではなく多数の刺激を用いて、いわばノイズにあたる要素を中性化する方法をとった。この方法により、どのような写真でも人間が写っている写真かそうでないかをハトに弁別させることに成功したのである。その後、さまざまな視覚概念の実験が行われた。概念あるいはカテゴリーは特定の刺激クラス内の般化と刺激クラス間の弁別と定義される。このような高次視覚認知の脳内機構も調べられている。コンピュータグラフィックスを用いて、様々な三角形と3本の線分の弁別を訓練すると、ハトはある種の「三角形」の視覚概念を形成できる。ただし、これはヒトが学校教育でならう「任意の3点を結ぶ3本の線分」という定義とは異なる。詳細にテストするとハトが形成した刺激統制と人間の言語的な三角形の定義とは異なることがわかる(Watanabe, 2006)。これはハトが結局随伴性を介して複雑な刺激統制を学習しているのに対し、ヒトは言語による規則統制行動を学習しているからだが、十分に随伴性を構成していけば、かなり言語による規則統制行動に近い刺激統制が形成されると思われる。同じような人工的な刺激として絵画を使った弁別実験もある(Watanabe et al, 1995; Watanabe, 2001b)。この場合も特定の作風による刺激統制が可能で、見かけ上、ヒト類似の視覚認知を示す。

より自然な弁別としては、個体弁別や種弁別、また食物の弁別などがある。ハトは未知の2個体の静止画像の弁別ができるし、その弁別は同じ個体の新奇な画像へも般化する。ハトとそれ以外の種の弁別、自種をふくまない鳥の弁別、実物や写真を用いた餌とそれ以外の物体の弁別も可能である。さて、このような複雑な視覚認知は脳内でどのように処理されているだろうか。

鳥類でも哺乳類でも網膜からの出力は2つの経路をたどる。直接間脳（外側膝状体または背側視床）から大脳（V1または高外套）に行く経路と中脳（上丘または視蓋）に行ってから間脳（視床枕または円形核）、そこから大脳（V4、V5または内外套）へ行く経路である。霊長類では、外側膝状体–V1の経路が主たる視覚情報処理の系である。一方、1960–1970年代のW. Hodosらの一連の研究によってハトでは中脳–大脳系が主要な視覚情報処理を担っていることがわかってきた。

筆者は高次視覚認知の脳内部位を明らかにするために一連の脳損傷実験を行った。その結果、一対の3本線と三角形の弁別は内外套損傷によって、障害を受けないが、「三角形」の概念弁別は障害されること(Watanabe, 1991)、個体弁別は内外套損傷で障害されるが種弁別は維持されること(Watanabe, 1992; 1996)、高外套はどちらの弁別も障害されな

Figure 4. Primate visual brain (left) and avian visual brain (right). The thalamo-telencephalic pathway is the main route of visual information processing in primates, whereas the tecto-thalamo-telencephalic pathway is the main route in birds.

いこと、などを明らかにした。これらのことは、弁別訓練を通じて獲得される「三角形」や個体弁別には内外套が必要であるが、単純な視覚弁別や、被験体が弁別それ自体としては実験以前から獲得していたと推定される種弁別では必要ないということになる。一方、間脳－大脳系である高外套損傷はこれらの視覚認知に影響しない。つまり、鳥類の主要な視覚情報処理の系は網膜から中脳にいく系ということになる。実際、鳥類視蓋はV. Frostらの電気生理学的研究によって霊長類V5のようなさまざまな運動視を担っていることがあきらなになっているし、視蓋損傷は回復不可能な視覚障害をおこす。

それでは霊長類の主要視覚情報処理系であった間脳－大脳系は鳥類ではなにを処理していたのか。一般的に高外套損傷は視覚認知障害をおこさない。筆者は鳥類海馬機能に興味を持ち、海馬機能を解明するために連続位置学習という課題を考案した。実験的脳損傷の研究では同一個体で損傷前後の行動を比較することが行われる。しかし、このパラダイムを学習の獲得過程に適応することは難しい。つまり、獲得はある種の破壊実験であり、2回繰り返すことができない。したがって、通常は被験体間比較を行うしかない。損傷実験で個体内比較を行うため、行動薬理学で開発された連続獲得課題に類似した課題を作成した。基本的には3つのキイの位置弁別であるが、任意のキイをS+とした同時弁別を訓練し、弁別が完成した時点でS+でなかった2つのキイの

ひとつをS+とした訓練に切り替える。これを繰り返すと被験体は位置弁別を繰り返し学習しなくてはならない。このようにして、位置学習の獲得のベースラインを得ることができ、それを参照基線として損傷前後の位置学習の獲得の変化を調べることができる。その結果、海馬損傷によって位置獲得が著しく障害を受けることがわかった (Watanabe, 1992)。この課題の一般性を調べるためにラットを用いて3レバーの選択で同じ課題をおこなったところ、やはり海馬損傷で障害がみられた (神前, 未発表)。なお、ハトで3つのキイに異なる色をつけて、色弁別としても課題を学習できるようにすると海馬損傷効果は消失する。

この時、統制実験として高外套および内外套損傷もおこなった (Watanabe, 2003)。意外なことに視覚認知課題であれば顕著に障害を起こした内外套はなんの障害もおこさなかった。もっとも3つのキイの位置を見分けること自体は視覚的負荷の少ない課題であるから、障害がでないことに不思議はない。一方、視覚認知についてはサイレントであった高外套損傷は海馬損傷に匹敵する障害を起こしたのである。筆者は当初、この課題がある種の逆転学習であることから高外套によって起こされる障害は行動の可塑性に関わる障害と考えていた (Watanabe, 2006)。しかし、その後、海馬の感覚情報の入力調べるうちに、鳥類海馬と哺乳類海馬の入力関係の相違に気がついた。哺乳類海馬では感覚入力は嗅内皮質を介

Figure 5. Effects of hippocampal lesions on repeated acquisition of spatial discrimination. The figure is based on data of Watanabe (2001a). The hippocampal lesions caused deficits in acquisition of the spatial discrimination (left) but no deficits in color discrimination.

して海馬に送られる。一方鳥類海馬では視覚入力海馬傍部を介して海馬におくられる。ところが、先ほど説明した2つの視覚系のうち、間脳-大脳系は海馬傍部に線維を送っていない。つまり内外套は海馬への出力を持たず、高外套が背側高外套から海馬傍部に投射しているのである。そのため、高外套損傷は海馬への視覚入力阻害となり、海馬損傷を模倣したような障害が起きるわけである。視覚認知実験

とは指標が異なるが、高外套と内外套の損傷効果については視覚認知と空間認知で Figure 6 のような二重乖離が認められる。

この課題は空間認知課題と考えられるが、通常の空間認知課題はモリス迷路や放射状迷路のように被験体の体の移動を伴う課題である。そこで、ドイツのビーレフェルト大学の協力を得てキンカチョウを用いた一連の実験を行った(Watanabe & Bischof,

Figure 6. Double dissociation of function of the hyperpallium and the entopallium. The vertical axis for the spatial task is reverse of post/pre lesion ratio, and that for the visual cognitive task is discrimination ratio after the lesions. Data from Watanabe (1992;1996;2003).

2002)。キンカチョウを4カ所の入り口のひとつから実験室に放す。実験室内には4カ所の餌箱があるが、一カ所のみが正解で餌を得ることができるが、他は餌を得ることができない。被験体はどの入り口から入ったかに関わらず特定の位置の餌箱を憶えなくてはならない。キンカチョウは1日4試行の訓練数日でこの課題を学習することができる。そこで海馬損傷を行うと障害が見られる (Watanabe & Bischof, 2004)。しかし、内外套損傷では行動に変化はない。次に餌箱に縞または点の模様をつけて、位置ではなくパターンの弁別を行わせる。これも数日で学習できるが、海馬損傷と内外套損傷を行うと、

Figure 7. double dissociation of function of the entopallium and the hippocampus in zebra finches. Data from Watanabe et al., (2008).

今度は内外套損傷で選択的に障害がでる (Watanabe et al., 2008)。すなわち、海馬と内外套で部位と課題の二重乖離が得られる。このことはハトの連続位置学習の結果と一致する。キンカチョウ高外套損傷については十分なデータの蓄積に至っていないが予備的な実験では空間課題で障害がでる。高外套損傷で海馬損傷類似の効果がでる。

そのようなことから、つぎのような鳥類視覚系のモデルが考えられる。網膜からの出力は視蓋と背側視床に分かれる。前者は視床円形核に投射し、そこから内外套にいく。視蓋では哺乳類の外側膝状体と同じように網膜像が復元されている。網膜からは視蓋の深い層にいくものと浅い層にいくものとがわかる。深い層では動きに選択性のある細胞が見つかる。深いところに行く経路は視床円形核尾側に投射し、視蓋の浅い層からは円形核吻側にいたる。さらに円形核尾側からは内外套尾側へ、円形核吻側からは内外套吻側にいたる。内外套で円形核からの投射を受けるのはその中心部で、そこから周辺部へいき、巢外套を経て、外套の外に出力する。内外套の吻側経路が物の形、尾側経路が動きの分析を考えると考えられている。内外套吻側からはさらに巢外套前部へ、内外套尾側からは巢外套中間部へ連絡する。巢外套は多感覚的な領域になるので、純粋な視覚処理は内外套までということになる。これが“*What*”に関わる分析の系である。

もう一方の経路は網膜から背側視床にいき、高外套に到る。高外套はいくつかの層にわかれており、

Figure 8. Hypothetical flow of “*Where*” (left) and “*What*” (right) in avian brains. See text for explanation.

視床からの投射をうけるのは介在行外套でここから最上介在高外套と背側高外套にいき、副高外套にいき、高外套外に出力する。このうち背側高外套が海馬傍部へ投射を行っている。これが鳥類における“Where”に関わる系である。

しかし、まだ不明な点も多い。特に網膜像が再現されており、空間位置の分析がなされている視蓋での“Where”の処理と高外套－海馬系での空間処理の関係は解明されていない。

7) まとめ

ハトは一見するとヒト類似の高次視覚認知を行っているように見える。このこと自体は、高次視覚認知は哺乳類の中の霊長類にだけ生じたことではなく、生物学的類縁の離れた異なる系統で独立に進化したものであることを示している、さらにそこには高次視覚認知を必要とした共通の系統発生的随伴性が想定される。筆者が繰り返し主張していることなので詳細には述べないが、昼行性であること、樹間生活であることなどが、色覚や高次視覚認知を生み出した随伴性と考えられる。詳細な研究は行われていないが、同じように昼行性で樹間生活のリスは齧歯類でも色覚や高次視覚認知を持つと思われる。

それでは、なぜヒトとハトが異なる脳構造で高次視覚認知を実現しているのか。ひとつのストーリーは哺乳類が本来の視覚脳である中脳を進化させそこなったというものである。祖型哺乳類の夜行性、穴居性などといった生活様式が中脳視覚系の発達を妨げ、逆に嗅覚脳である大脳の発達を促したと考えられる。霊長類が昼行性、樹間生活という視覚に依存した生活に転身した際に中脳ではなく大脳を利用した視覚情報処理を発達させたとするものである。視蓋－内外套系による核構造での処理と視床－視覚皮質系による層構造処理では、系による制限、いわば工学的制約が異なる。ハトとヒトの高次視覚認知の相違点はもちろん行動研究によって今後明らかにされていくと思うが、その相違を脳構造の相違に関連づけた時に高次視覚認知の系統発生的随伴性があきらかにされると思う。

冒頭に述べたように神経解剖学は形の学問であり、心理学や認知科学は形を捨象した機能の学問である。しかし、機能を形によって説明することは生物を対象とする学問の王道であろう。比較認知科学と比較神経解剖学の統合を心より望む次第である。

(なお、本稿の一部は Watanabe, S. 2006 The neural basis of cognitive flexibility in birds. In Zentall, T. & Wasserman, E. (Eds) Comparative Cognition: Experimental Exploration

of Animal Intelligence. Oxford University Press ; Watanabe, S. & Hofman, M. (Eds) 2007 Integration of comparative neuroanatomy and cognition. Keio Univ. Press ; 渡辺茂・小嶋祥三 2007 脳科学と心の進化 岩波書店 に詳細に論じられている。参照していただければ幸いである。)

引用文献

- Baron, G. 2007 Encephalization: Comparative studies of brain size and structure volume in mammals. In Kaas, J. H. (Ed.) *Evolution of nervous systems: A comprehensive reference*. Elsevier, Oxford, vol 3, Pp. 125-135.
- Barton, R. A., & Harvey, P. H. 2000 Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, **405**, 1055-1058.
- Dubois, E. 1987 Sur le rapport du poids de l'encephale avec la grandeur du corps les mammaliferes. *Bulletine de la societe d'anthropologie de Paris*, **8**, 337-376.
- Edinger, L. 1908 The relations of comparative anatomy to comparative psychology. *Journal of Comparative Neurology*, **18**, 437-457.
- Griffine, D. R. 1976 *The questions of animal awareness: evolutionary continuity of mental experiences*. Rockefeller University Press, New York.
- Healy, S. D., & Rowe, C. 2007 A critique of comparative studies of brain size. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **274**, 453-464.
- Herrnstein, R. J., & Loveland, D. H. 1964 Complex visual concept in the pigeon. *Science*, **146**, 549-551.
- Hofman, M. A. 2001 Evolution and complexity of the human brain: some organizing principles. In Roth, G. & Wullimann, M. F. (Eds) *Brain evolution and cognition*. Wiley and Sons, New York, Pp. 501-521.
- Jerison, H. J. 1973 *Evolution of brain and intelligence*. Academic Press, New York.
- Johnston, J. B. 1923 Further contributions of the study of the evolution of the fore-brain, *Journal of Comparative Neurology*, **36**, 143-192.
- Lorenz, K. 1978 *Vergleichende Verhaltensforschung*

- hung: *Grundlagen der Ethologie*. Springer-Verlag, Wien-New York.
- MacLean, P. D. 1970 The triune brain, emotion and scientific bias. In Schmitt, F. O. (Ed.) *The neuroscience second study program* Rockefeller Univ Press New York, Pp. 336-349.
- Maier N. R. F., & Schneila. T. C. 1935 *Principles of animal psychology*. McGraw-Hill, New York.
- Morgan, C. L. 1894 *An introduction to comparative psychology*. Walter Scott Limited, London.
- Nieuwenhuys, R. 1998 Comparative neuroanatomy: Place, principles and program. In Nieuwenhuys, R, Ten Donkelaar, H. J., & Nicholson. (Eds.) *The central nervous system of vertebrates*. Springer-Verlag, Berlin, vol. 1, Pp. 273-326.
- Northcutt, R. G. 1984 Evolution of the vertebrate central nervous system: Pattern and processes. *American Zoology*, **24**, 701-716.
- O'Keef, J., & Nadel, L. 1978 *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Reiner, A. et al. 2004 Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, **473**, 377-414.
- Romanes, G. J. 1883 *Animal intelligence*. Appleton & Company, New York.
- Simpson, G. G. 1961 *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Streider, G. F. 2007 A history of ideas in evolutionary neuroscience. In Kaas, J. H. (Ed.) *Evolution of nervous system: A comprehensive reference*. Elsevier, Oxford vol. 1, Pp. 1-15.
- von Bonin, G. 1937 Brain weight and body weight in mammals. *Journal of General Psychology*, **16**, 379-389.
- Washburn, M. F. 1917 *The animal mind: A textbook of comparative psychology*. Macmillan, New York.
- Watanabe, S. 1991 Effects of ectostriatal lesions on natural concept, pseudoconcept and artificial pattern discrimination in pigeons. *Visual Neuroscience*, **6**, 497-506.
- Watanabe, S. 1992 Effects of ectostriatum and Wulst lesions on individual and species discrimination in pigeons. *Behavioural Brain Research*, **49**, 197-203.
- Watanabe, S. 1996 Effects of ectostriatal lesions on concept-specific, species and familiar object discrimination in pigeons. *Behavioural Brain Research*, **81**, 183-188.
- 渡辺茂 (編) 1998 心の比較認知科学. ミネルヴァ書房.
- Watanabe, S. 2001a Effects of hippocampal lesions on repeated acquisition of spatial discrimination in pigeons. *Behavioural Brain Research*, **120**, 59-66.
- Watanabe, S. 2001b Gogh, Chagall and pigeons. *Animal Cognition*, **4**, 147-151.
- Watanabe, S. 2003 Effects of Wulst and ectostriatal lesions on repeated acquisition of spatial learning in pigeons. *Cognitive Brain Research*, **17**, 286-292.
- Watanabe, S. 2006 The neural basis of cognitive flexibility in birds. In Zentall, T. & Wasserman, E. (Eds) *Comparative Cognition: Experimental Exploration of Animal Intelligence*. Oxford University Press.
- Watanabe, S., & Bischof, H-J. 2002 Spatial learning in song bird. *Current Psychological Letters*, **3**, 71-80.
- Watanabe, S., & Bischof, H-J. 2004 Effects of hippocampal lesions on acquisition and retention of spatial learning in zebra finches. *Behavioural Brain Research*, **155**, 147-152.
- Watanabe, S. Maier, U., & Bischof, H-J. 2008 Pattern discrimination is affected by entopallial but not by hippocampal lesions in zebra finches. *Behavioural Brain Research*, **19**, 201-205.
- Watanabe, S., Wakita, M., & Sakamoto, J. 1995 Pigeons' discrimination of paintings by Monet and Picasso. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **63**, 165-174.
- Wundt, W. 1894 *Lectures on human and animal psychology*. (translated by J. E. Creighton & E. B. Titchener) Swan Sonnenschein & Co., New York.

(2008.10.12 受稿, 2008.11.5 受理)