解 説

脳 を 創 る

—第2回 脳の構成原理と生体情報—

松 本 元, 市 川 道 教

理化学研究所 脳科学総合研究センター
ブレインウェイ (脳道) グループ*序—脳は思えばその事を成すアルゴリズムを
自動獲得するシステム

第1回に引きつづき「脳とはどんなコンピュータか」について考える。第1回では、脳の目的が、“情報を選択し、その情報の処理の仕方（アルゴリズム）を獲得すること”，この為の情報原理（脳の情報処理システムとしての特徴を貫く原理）がメモリーベースアーキテクチャであること、を述べた。すなわち、脳は思えばその事を成す為のアルゴリズムが脳に獲得されるシステムである。この事は、例えば、われわれが言語野を獲得したのは、われわれが人とコミュニケーションしたいという思いに依っている、ということである。強く思えば、その事を成す為のアルゴリズムが獲得され、それが脳の構造とそこでの活動として表現されるからである。従って、この立場（われわれの意味での「脳を創る」と言う立場）から、何故人は言語を獲得しコミュニケーションできるのかを理解する為のアプローチとしての第一歩は、人が何故人との間のコミュニケーションを強く望むかを知ることである。言語は人同士のコミュニケーションの為の手段であり、人が生きてゆく上で人とのコミュニケーションが本質的に重要であり、この事が無ければ人は生きられない存在であればこそ、人の脳は言語野を広い領域に展開しているのである。これに対し、「脳を知る」立場からの脳研究は、言語野の構造やそこでの活動がどの様に表現されているのかの解明が、その目的であろう（第1回図1参照）。

脳の目的が、アルゴリズムの自動獲得であり、出力することはその為の手段である（図3参照）ということ、コンピュータとの対比において第1回で述べた。コンピュータの目的は、入力情報を人が与えたプログラム（情報処理の仕方としてのアルゴリズム表現

の一形態）に従って、出力することである。従って、出力が目的のコンピュータの性能評価は、出力される事柄に対し行われるべきものであり、実際、コンピュータの性能は、主としてこの様な視点でなされている。これに対し、脳の目的が、アルゴリズム獲得へのプロセスであるということであるなら、人（脳）の評価は脳がどれだけの出力（成果）を成したか、に対してではなく、脳のアルゴリズム獲得へのプロセスに対してなされるべきである。すなわち、人（脳）の目的は、つまり頂点に到達することではなく、高きに向かって成長してゆく姿勢（プロセス）にあるのであって、人を出来高（どの位の能力を獲得したか）で評価することは、脳の本来のあり方とそぐわず、かえって人（脳）を苦しめ脳の発達を阻害する。この立場から、山に登る人が、「何故山に登るのか」と問われたとき、「そこに山があるから」と答えるのは、合脳的（脳のあり方にそぐわしい）と言える。それは、自分でどの山に登るかを選定し山を登って行く過程を最も大切に考え、時々小高い丘に立ち止まって、登ってきた道を振り返り、自分が確かに登っていることを確認することであり、決して頂点に立つことを目的とはしていない。勿論、この様にしてプロセスを大事にすることで、結果として頂点に立つ。いくらそのときの出来高（出力）が良くても、その出来高（出力）を得ることが目的で、成長することがそれに伴わないというのでは脳の本来の目的とはそぐわない。

本稿第2回“脳を創る”では、この脳の目的を遂行する為の脳の構成原理が、先読みと階層構造的にあることを述べる。さらに、この構成原理は、遺伝情報を含めた生体情報に共通した原理であることを述べる。従って、人が人の集まりとしての社会のあり様を考える場合、生体情報を貫く原理と同型（homologous）の社会構成を創るべきである。この立場から人文・社会科学や宗教のあり方に対する提言は、本連載の中で詳しく行うことはしないが、現在の資本主義社会の人

* 〒351-0198 和光市広沢 2-1

や組織に対する“出来高”を評価の主対象にする行き方は、人を中心に据えた社会システムのあり様ではないことは明言できよう。

1. 脳とはどんなコンピュータか：

脳の情報原理と構成原理

1.1 脳の情報原理

脳の情報原理がメモリーベースアーキテクチャであること、これに対して、コンピュータの情報原理はプロセッサベースのアーキテクチャであること、さらに脳とコンピュータのこれらの原理の違いに基づく情報処理システムとしての特徴の比較について、第1回で概括した（第1回参照）。但し、序で述べた様に脳とコンピュータの目的が違うので、それぞれの特徴を比較検討はしたが、出来高評価的な性能比較はしなかった。

1.2 脳の構成原理

脳を具体的に構成してゆく為の原理について、ここで考える。脳の構成原理が先読みと階層構造化にあることを述べる。

1.2.1 先読み

脳は、情報を選択しその情報の処理の仕方（アルゴリズム）を獲得することを目的とするシステムであり、脳からの出力はアルゴリズム獲得の手段である（図3）。すなわち、アルゴリズムの獲得のアルゴリズム

を学習アルゴリズムという、学習アルゴリズムは出力依存性である。学習アルゴリズムが出力依存性であるということは、出力時に入力を得ている情報（出力の直接の原因となった入力情報）あるいは出力時より以前に入力を得ていた情報との関連が強化・減弱されることを意味する。とくに、後者の場合、時系列情報の連合学習の“先読み”が行える形態となることに注意しよう。それは、出力を得たとき、それ以前に得た入力情報とこの出力との関連が強化されたとする、この学習成立以降ではこの入力情報を得たとき、次にこのときの出力の先読みがなされるからである。こうして、脳は、過去の学習をもとにメモリーベースアーキテクチャを構成し、この構成から将来を先読みし、現在に対応するシステムと言える。脳での学習アルゴリズムが出力依存性であることから、学習によって頻繁にアルゴリズムの変更を必要としない場合には、出力の頻度を大幅に減少させることが予想される。この事は、例えば小脳のプルキンエ細胞での登上线維経路の入力から生じる複雑スパイクが、苔状線維経路入力から生じる単純スパイクに比べてその頻度が何故極めて低いかの解釈を与えるだろう。また、脳での学習が出力依存性であることが、脳の階層構造化と密接に関係する（1.2.2節を参照）。

脳の情報原理と構成原理の背後にある非線形非平衡システムとしての特徴は、大域から局所にわたって同型の構造をしていると考えられる。細胞より下位のレベルに関しては、次節1.3で考察することにして、神経細胞、ニューロンネットワーク及び脳全体の各レベルについて考察しよう：

神経細胞レベル

神経細胞の学習効果とは、神経細胞間の情報伝達効率の変化を生じさせることであり、その効果がシナプスの情報伝達の結合変化として表現される、と仮定しよう。この神経細胞での時系列情報連合の出力依存性学習アルゴリズムの提案は、重松らによってなされている^{2,3)}。ここでは、神経細胞が入力を得たとき、それによって出力する・しないにかかわらず、入力情報を得たシナプスにその痕跡を記憶として残す。その記憶値は時間と共にある特定の緩和時間をもって減衰する。神経細胞が出力を得たとき、出力端よりその同じ神経細胞のすべてのシナプス部位に基本的にシナプス痕跡値の残留値が調べられ、その値が閾値 H_1 より大きいとき学習効果が生じ、シナプスの情報伝達の結合変化が起こる。残留値が H_1 より小さいときは、出力を得ても学習効果は生じない。結合変化が強化か減弱かは H_1 より大きい残留値が第2の閾値 $H_2 (> H_1)$ よ

図3 脳とコンピュータの情報処理システムとしてのそれぞれの目的

図4 時系列情報を連合する出力依存性学習アルゴリズムをもつ神経素子モデル

- A: パルス駆動型神経素子で各入力に履歴値を保持し、出力発火があると履歴値を参照して結合係数を変更する。
 B: 入力パルス列とその履歴値、出力パルスの波形。
 C: 履歴値の時間による減衰。
 D: 結合係数の変更と時間の関係。

り大きい小さいかに依る(図4)。この学習アルゴリズムを検証する為に、2つの点を少なくとも明らかにする必要がある;第1は、出力情報が入力端側のすべてのシナプス部位に基本的に戻る機構は何によって支えられているか、である。第2はシナプスの痕跡値とシナプスでの情報伝達の結合変化の分子機構の解明である。前者の機構については、神経細胞のインパルス出力が逆行性に伝播するという最近の発見^{4,5)}と強く関係すると思われる(飯島敏夫,市川道教ら;未発表データ)。勿論、強い入力刺激が同期して入力することにより、樹状突起にインパルスが発生し、これが樹状突起の末端まで逆行的にあるいは順行的に伝播するときも、同じ出力依存性学習アルゴリズムの原理が働くと、考えられる。いずれにしても樹状突起や細胞体が従来考えられてきた様な受動的な素子ではなく、電圧依存性NaチャンネルあるいはCaチャンネルを高密度にもつ能動的な素子であることに依っている。後者の分子機構については、シナプスでの長期増強・長期抑制のメカニズムと密接に関係する。とくに、シ

ナプスでの痕跡値の分子機構は、シナプス後膜部での細胞内 Ca^{2+} イオンと強く相関すると考えられ、その詳細については現在検討中である。いずれにしても時系列情報を連合する出力依存性学習アルゴリズムは脳を創る上での最も基本的プロセスであり、遺伝情報が35億年もの年月を要して獲得した局所学習アルゴリズムである。

神経ネットワークレベル

神経ネットワークレベルでの出力依存性学習が神経ネットワークの構造とそこでの活動にどの様に表現されているかについては、詳しい構造学的・生理学的研究に待たねばならない。この為の研究手法としても、脳活動の実時間光イメージング法が一つの強力な手段となりうる⁶⁾。実時間光イメージング法により、図5にみる様に、空間・時間分解能を極めて高く(平面的には数 μm の空間分解能で、0.6 msec程度の時間分解能で)脳の集成的膜電位変化を計測できるので、神経ネットワークの機能的構造分析が行える⁷⁾。さらに、この手法を改良し、無麻酔下で行動する動物の脳に対し、慢性実験が行えるようにする努力がつつけられている(飯島敏夫ら)。また、この様な実験では、マルチ電極の性能向上も極めて重要な技術開発課題である。これらの実験技術の進歩によって、神経ネットワークレベルの学習を支えるニューラルネット構造と、そこでの活動の表現が明らかにされる。上述した様に、小脳プルキンエ細胞での登上線維經由入力から生じる複雑スパイクが、出力依存性学習アルゴリズムの表現となっている可能性がある。また、強化学習も同じ立場からモデル化できる。

脳レベル

脳が出力するに至る程の強い入力情報を得たとき、この入力情報、及び脳がそれ以前に得た情報のうち、上記細胞のレベルでの痕跡値に相当するものに従って、以前の情報とを連合して記憶を形成する。ここで、脳の出力とは、認知情報処理系からの意味概念、運動系からの行動、言語野からの言語及び情動系からの情動表出の4つのいずれか及びその組み合わせたものである。脳での記憶形成が、脳からの出力依存的な学習に依っていることは、例えば、ルドーら⁸⁾のネズミに対する古典的条件学習付けの情動記憶形成の実験などからも示唆される:ルドーらは、ネズミに対しブザー音を条件刺激とし、ブザー音を聴かせた後無条件刺激として電気ショックを数秒して与えたときの脳内回路を研究した。この組み合わせ刺激によって条件学習が成立し、ネズミはこの古典的条件学習付けがなされると、ブザー音だけで恐れによる逃避行動を起こ

図5 ラット海馬スライス切片に対する電気活動の実時間光イメージング

CA3野を電極刺激したとき、CA3→CA1→海馬台への活動伝播の空間的広がりの様相が0.6 msecの時間分解能で計測されている（上図）。また、スライス切片の各部位（下左図の中の番号1, 2, 3及び4の位置）での膜電位変化の時間経過として抽出したデータが、下右図の記録1, 2, 3及び4である（飯島敏夫, 市川道教ら, 未発表データ）。

す。この結果、血圧上昇や身体の硬直などが起こる。

この情動記憶の成立には、聴覚系（蝸牛→下丘）、内側膝状体を経て扁桃体外側核から、脊髓中心灰白質への神経情報伝達回路を介しての出力による身体の硬直化に、また同じ扁桃体外側核からの伝達路が、外側視床下部を経て自律神経系出力による血圧上昇の表出に、それぞれ主たる役割を果たしていることを結論した。さらにこの情動記憶の固定される場所は、扁桃体外側核であろうと結論している。すなわち、身体の硬直や血圧上昇として表出される情動記憶の場は、ともにこれらが表出される運動神経及び自律神経への出力の源としての扁桃体外側部である。この事は、脳の出力依存性学習アルゴリズムが脳というマクロな場においても成り立っていることを示唆する。

1.2.2 階層構造的性

脳が長期的に記憶を固定したとき、その記憶は生涯

消去できない。われわれが時間と共に記憶を失う（忘れる）ように思うのは、記憶そのものが消去されてゆくのではなく、取り出し（retrieval）にくくなってゆくことである。例えば、ルドーらの古典的条件学習付けの実験においても、ブザー音と電気ショックによって情動学習が成立したネズミで、ブザー音だけを与えつづけると、身体の硬直や血圧上昇などにみられる条件反応の大きさは時間と共に徐々に小さくなり、1〜2ヶ月後に、反応が観察されなくなる。これは、通常の脳をもつネズミ（コントロール）に対しての観察結果である。これに対し、イボテン酸の投与や機械的な切除によって、大脳皮質聴覚野に損傷を与えたネズミでも、ブザー音と電気ショックの組み合わせ刺激による情動記憶の条件反応は、まったくコントロールのネズミと同様に成立するのにもかかわらず、ブザー音だけをその後与えつづけたときの条件反応の時間経過に、

上記の緩和や消去はみられなかった。すなわち、大脳皮質聴覚野損傷のネズミでは、古典的条件学習付けによる情動記憶が一度成立すると、生涯その記憶は緩和も消去もできないのである。緩和や消去の為に、この例では大脳皮質聴覚野を必要とする。この結果、ルドーらは、コントロールのネズミの条件反応の消失は、大脳皮質聴覚野より扁桃体へのニューロンの発芽・伸長が起り、情動記憶が抑制されることに依っていると、解釈した。この抑制が取り除かれることがあると、元の情動記憶が呼び出されることがある。パブロフも条件学習後の犬が、その後行動学習したことを忘れたかのように振る舞ったとしても、自発的に条件反応が回復する事例をあげ、条件学習によって記憶した事柄が忘れ去られてはいないことを報告している。

心理的な事象においても、脳が潜在下に不揮発的記憶を階層化していることで解釈されることが、ごく普通にみられる。例えば、高校1年生の夏に、山岳部の合宿に参加して、滑落事故に遭遇したKさんは、次の様に語る（私信）：

「40メートルザイルの2人パーティで、トップの私は北壁の上方最奥の稜線直下のザラ場にさしかかりました。冬場の結氷でゆるんだ岩の破片からなる空恐ろしい急斜面に取り付きましたが、次の瞬間、両手足4個所の岩が同時にゆるみ、私は墜落してしまいました。……問題は墜落の最中の私の頭の中の出来事でした。自分が生まれてこの方経験した、ありとあらゆる（と私には思えました）出来事が、今様に申せば、誠に美麗なグラフィックス入りで、走馬燈のようにプレイバックされたのです。全く忘れていたが、これはまさしく他でもない自分自身の経験以外の何物でもないと、確信できるこのパーソナルな出来事が、たかだか2秒かそこの短時間内に展開したと考えられます。この出来事は、個々のグラフィックス画面は明確には思い出せないものの、爾来40数年間、忘れようにも忘れられない出来事として、私の脳裏に焼き付いております。」

情動記憶は、一度長期的に固定されると一生涯消去されることがないが、何らかの機構によって、その記憶が時間と共に取り出しにくくなる。出力が取り出しにくくなった結果、出力依存性学習アルゴリズムによって、記憶そのものは恒常的に保存される。脳の活性が一時的に極端に大きく上昇すると、脳の潜在記憶が形成の時間順序に従って、無選択に想起されることがある。また、その長期記憶形成したときと同じ様な状況の入力情報を脳が得ると、それに対応した潜在記憶

が選択的に呼び出されることが出来る。脳は、長期的に固定化されている記憶のアルゴリズムを活性化し出力し、出力するとアルゴリズムを変えるので追加学習性を有することになり、この結果、階層構造化すると考えられる。

1.3 生体情報の原理と構成原理

生物は非線形非平衡システムである。さらに正確に言うなら、地球環境という非線形非平衡系の中から、それ自身が目標をもつ存在（それ自身が目標をもつ存在を自己をもつ存在という）が自律的に組織化されたものとして発生・分化してきたものが、生物である。非線形非平衡系システムの研究は、現代物理・化学の領野で、レーザ発振現象、対流・層流・乱流などの流体・気象現象、またペルーゾフ・ジャンボチンスキー化学反応などの化学拡散反応現象など極めて詳しく研究されてきている⁹⁾。現在までの物理・化学分野が対象とする非線形非平衡システムは、物質・エネルギーに対する開放システムである。すなわち、対象とする系が、物質・エネルギーに関して少なくとも2つの異なる環境に、同時に接したときの系の振る舞いに関するものである。これに対して、従来の物理・化学が主として対象にしてきた系は、唯一種類の環境と物質・エネルギーをやりとりする系である。すなわち、この様な系は、環境と物質・エネルギーの温度がどんなに異なっても所詮は平衡に至るので、平衡系あるいは平衡に向かう非平衡系である。物質・エネルギーの非線形非平衡系とは、系が同時に温度の異なる2つ以上の環境と物質・エネルギーのやりとりを行うので、一方の系に平衡になろうとしても、他方の系と平衡になれない。この為、この系は本質的な非平衡系である。非線形非平衡系では、物質・エネルギーが温度の高い一方の環境から系に流れ込み、系の中をへて、温度の低い他方の環境に流出することで定常状態に至る。この意味で、非線形非平衡系は、外部環境に対し常に開かれている。この為、開放系（開いた系）と呼ばれる。これに対し、平衡系は閉鎖系（閉じた系）である。物質・エネルギーに対する非線形非平衡系の研究から、開放系と閉鎖系の極めて著しい対比が明らかになってきた（例えば、文献9）参照）：

1. 開放系では、空間構造や時間構造が時間と共に自己秩序形成される。これに対し、閉じた系では、時間と共に空間構造は無秩序の方向に向かう（エントロピー増大）。
2. 閉じた系は線形であるので、重ね合わせの原理がなりたつ。すなわち、系を細分化して研究し、その各々の性質を足し合わせれば、系全体の性質

となる。この性質の為に、自然の中の平衡系を主たる研究の対象にしてきた従来の科学は、要素還元主義や分析主義をその解明の基盤に置いている。これに対し、開いた系は、本質的に非線形であるので、系を要素に分けて、それぞれを詳細に研究することは、時として系の本質を見失いかねない。常にトータルな系について考える視点が必要となる。

3. 閉じた系では時間が可逆であるのに対し、開いた系では時間が不可逆である。この性質の為に、閉じた系では、系の振る舞いに関する決定論的ダイナミックスが得られると、この式の中の時間(t)の項を(t)から($-t$)に置き換えても、系の記述は変わらない。これに対し、開いた系では、時間は常に一方(過去)から他方(将来)にのみ進み、この逆はあり得ない。すなわち、既に一度経過した系の状態に戻るということはできない。
4. 閉じた系では、小さい揺動はどんなに時間が経過しても、系に対し小さな効果でありつづける。これに対し、開いた系では、小さい揺動が長時間後に、大きな効果(バタフライ効果と呼ぶことがある)を引き起こす可能性がある。開いた系の状態に対する長期予測は、本質的に不可能である。カオス現象はこの性質を典型的に示している。

これらの開放系の示す性質が、神経系に如実にあらわれていることは、現在よく知られている(例えば、文献10)参照)。ここでは、生物を物質・エネルギーのみならず、物質・エネルギー以外の事柄(情報と呼ぼう)の流れを系の中に取り込み・取り出すことを目標としてもつ存在として捉え、生物情報系が脳のみならず、遺伝情報系も含めて、これら生物情報系の情報原理が、情報処理の仕方(アルゴリズム)を自動獲得するシステムであり、構成原理が出力依存性と階層構造性であることをみるであろう。その情報表現は、遺伝情報ではDNAの一次元配列であり、脳では神経ネットワークの三次元構造であって、異なっている。しかし、それらに共通して生体情報を貫く原理・構成原理は同型である。物質・エネルギー及び情報の非線形非平衡系システム→遺伝情報システム→脳→(社

会)という階層構造が同型であることを理解することが、“脳を創る”立場からの脳研究にとって極めて本質的であり、さらに人とは何かを考え、その立場から社会をいかに構成するのが望ましいかを考えるときの根元的立場である。

(第3回に続く)

参考文献

- 1) Kitazawa, S., Kimura, T. and Yin, P.-G. (1998) : Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movements, *Nature*, Vol. 392, pp. 494-497
- 2) Shigematsu, Y. and Matsumoto, G. (1994) : A new learning rule for temporal sequence. *ICONIP '94, Seoul*, pp. 1113-1116
- 3) 重松征史 (1996) : 神経回路素子と学習・記憶. 日本物理学会編/松本 元編集, 脳・心・コンピュータ. (pp. 171-193) 丸善
- 4) Stuart, G. J. and Sakmann, B. (1994) : Active propagation of somatic action potentials into neocortical pyramidal cell dendrites, *Nature*, Vol. 367, pp. 69-72
- 5) Watanabe, S., Takagi, H., Inoue, M., Kirino, Y., Kudo, Y. and Miyakawa, H. (1998) : Differential roles of two types of voltage-gated Ca^{2+} channels in the dendrites of cerebellar Purkinje neurons, *Brain Research* (in press)
- 6) Ichikawa, M., Iijima, T. and Matsumoto, G. (1993) : Real-time optical recording of neuronal activities in the brain. In T. Ono, L. R. Squire, M. E. Raichle, D. I. Perrett and M. Fukuda (Eds.), *Brain Mechanisms of Perception and Memory*. (pp. 634-648) London : Oxford University Press
- 7) Iijima, T., Witter, M. P., Ichikawa, M., Tominaga, T., Kajiwar, R. and Matsumoto, G. (1996) : Entorhinal-hippocampal interactions revealed by real-time imaging, *Science*, Vol. 272, pp. 1176-1179
- 8) LeDoux, J. E. (1994) : Emotion, memory and the brain, *Scientific American*, Vol. 270, pp. 50-57
- 9) Glansdorff, P. and Prigogine, I. (松本 元, 竹山協三訳) (1976) : 構造・安定性・ゆらぎ—その熱力学的理論. みすず書房
- 10) 松本 元 (1981, 1982) : 神経興奮の現象と実体—上, 下. 丸善