

サルの道具使用を手掛かりに「知性の神経生物学」に挑む

入 来 篤 史*

Key Words: ニホンザル, 頭頂葉, 身体像, 象徴作用, 分子遺伝学
Japanese Monkeys, Parietal Cortex, Body-Image, Symbol Manipulation, Molecular Genetics

ある種の類人動物の脳のサイズが大きくなったのは、進化の歴史からみると比較的最近のことであり、両足での歩行と、それにともなってあらわれる道具の使用が、脳の進化をもたらしたと考えられる。大きな脳を持った人間が新しい生活方法を見出したというよりは、むしろ、道具の使用、地上生活、狩猟生活が人間の脳を大きくさせたのである。つい最近発見された類人動物の化石を研究した結果得られたもっとも重要な知見は、まさに上述のことであり、またこの知見は人間の行動やその起源を説明する上でも、非常に大きな意味をもっているように思われる。……（中略）……重要な点は脳の大きさが、頭蓋内の容量で比較される限り、道具の使用製作後はおおよそ3倍になってきていることである。……（中略）……近代人をして近代人たらしめているものは技術的な社会生活の結果であり、技術的社会生活が脳の重さを3倍にし、顔を小さくし、身体その他の構造を変えたのである。

Washburn & Howell, 1960 (Buruner et al., 1956; 岡本夏木ら訳「認識能力の成長」, 1977より)

はじめに

ヒトの進化の歴史をたどって「知性」の起源を考えると、「道具使用」の開始が一つの鍵を握る出来事であったとする説が有力である。これまで、ヒトの「知性」の進化や発達に関することがらは、心理学や哲学がとりあつかう問題だと考えられてきた。そこでは、生物として「ヒト」を特徴づけるために、様々な定義がなされてきた。曰く:「ヒトは道具を使う動物である」「ヒトは言葉を持った動物である」「ヒトは文明を持った動物である」等々……。これらは動物種としてのヒト(ホモ・サピエンス・サピエンス)とその他の動物種との間に明確な一線を画そうとする試みで

あった。しかし、最近の自然科学の進歩はこれらの問題もその研究対象の射程にとらえようとしており、そこではヒトと他の動物との境界は決して不連続なものではなく、ヒトの「知性」は系統発生過程で連続的に付加・蓄積される脳機能の発現によってもたらされるものであるとの見方が確立しつつある。

しかし、道具使用のような「行為」の発現は、その痕跡を化石などの物的証拠として残さないもので、進化の跡を正確にたどることは不可能である。その一方で、「個体発生は系統発生を繰り返す」という形質形成に関する原則がある。これが、「知性」のような機能の発達・進化にもあては

東京医科歯科大学 大学院医歯学総合研究科 (〒113-8549 東京都文京区湯島 1-5-45) Atsushi Iriki: Section of Cognitive Neurobiology, Tokyo Medical and Dental University, 1-5-45 Yushima, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8549

Challenging "Neurobiology of Intelligence" through the Brain Mechanisms of Monkey Tool-Use.

まるものと想定すれば、ヒトの認知機能の発達の側面から、知性の進化について考察すると、「道具使用」がその成長と進化の構造の中でどう位置づけられるのかを考えることができるだろう。そして、もしこの機能をニホンザルなどの生理実験が可能な霊長類に見出し、ヒトの知性との関連において位置づけることができれば、これを自然科学的研究対象に持ち込める可能性が大きく開けることになる。これには、脳科学、特に神経生理学、認知神経科学、神経心理学などの、人間理解に関わる多様な科学分野の独自の発達と相互結合、さらにはこれらの分野への分子遺伝学・分子生物学的手法の適用の試みなどが大きく寄与するだろう。いまや、ヒトの「知性」などの高次脳機能も、物理学や生物学の研究対象となりつつある。

a. 研究の切り口

『ヒトは、進化の過程で二足で直立したことによって、歩行から開放された両手で道具を使うようになり、さらに道具を巧みに合理的に使うために脳神経系を発達させた結果、シンボル操作能力の獲得に発展し、ひいては社会・文化を持つに至った』とする考え方がある。“道具使用”にヒトの高い知性の原点を求める説である。この道具使用能力の萌芽は、類人猿のみならず、より下等なニホンザルでも認められている。一方、ヒトの知性を特徴づける『言語』の起源に関する多くの説に従えば、ヒトの祖先はその環境の中にある様々な物を指し示すために個別の身振りや音声割り当て（象徴的意味表現）、それを他の個体に伝達するために共通理解可能な法則（統語・文法構造）を創り出し、さらにそれらを自由に関係化・再構造化すること（象徴操作）を発明・進化させて言語機能の獲得に至ったとされる。すなわち、言語機能の本質的部分を担うのは、『事象をシンボル（象徴）化しそれを操作する』能力であり、その萌芽は、身振り手振りや顔面表情などの行為を制御・認知する霊長類の脳神経機構に存在することが期待される。そして、サルにおけるその最も高度な行為の一つが「道具使用」行為である。道具を手を持つと、それは物理的・機能的に

手の延長となり、自己の体に同化して、自己意識や身体像が意図によって変化する。ここには、「自己と周囲の空間を認識し、これを機能に基づいて意識的に構造化して、さらにそれを操作する」という柔軟な空間構成能力が要求される。すなわち、道具使用行為の根底にもまた、自己および環境の空間構造を認識し、さらに物理的拘束条件から離れてそれを操作・再構造化する『シンボル操作』の機能が想定される。そこで、状況に応じた自在な道具使用という、高次脳機能の特性を生かした学習課題を訓練したニホンザルを用いて、ヒトでその損傷により失象徴症（象徴的概念の操作の傷害）が引き起こされる（Benton, 1977; Luria, 1966）ことからシンボル操作能力の中核として想定される大脳皮質頭頂葉を中心とする脳領域を対象にした統合的な研究を行うことを試みた。

b. 神経生理学的手法

図1はニホンザル左大脳半球の側面観である。本稿で対象とする頭頂葉後下方領域近傍は、体性感覚、視覚、聴覚などの複数感覚が統合される脳領域であり（Andersen et al., 1997）、ここでは中心後回を後方に向かって逐次階層的に処理の進んできた体性感覚情報（Iwamura, 1998）（図1矢印A）と、視覚背側経路を前方に向かって処理されてきた空間視情報（Ungerleider & Mishkin, 1982）（矢印B）とが統合される。種々の道具使用課題を訓練したニホンザルのこの脳領域（破線で囲んだ部分）から、体性感覚受容野を持つと同時に視覚刺激にも応ずる Bimodal ニューロンの活動を慢性的に記録し、それらの受容野特性を解析した。図2にはこれら Bimodal ニューロンの受容野の同定方法を示す。体性感覚受容野は、体表への軽い触刺激や圧迫、関節の受動的屈伸、腕/手/指の能動的運動に対する反応特性によって同定した（図2 A；陰影はこのニューロンの受容野が手掌全体の触刺激であることを示す）。視覚受容野（B）は、空間走査用の視覚刺激プローブ（図2 B a, d の破線は操作の軌跡を示す）がそのニューロンの発火（b, e の各点が一発のスパイク電位に対応する）を密に引き起こす空間の範

囲 (c, f 陰影部) と定義した。通常, 視覚受容野はそのニューロンの体性感覚受容野を包囲する空間に存在し, 体を動かして体性感覚受容野が空間内を移動すると視覚受容野もそれに従って移動した。したがって, この脳領域の Bimodal

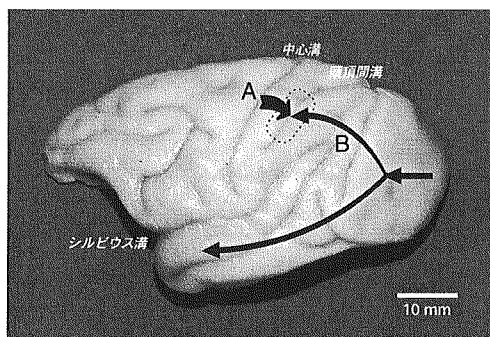


図1 ニューロン活動記録部位を示す模式図 (ニホンザル左大脳半球)

電極を頭頂間溝前壁部 (破線で囲んだ部分) に刺入した。ここでは, 中心後回を後方に向かって階層的に処理される体性感覚情報 (A) と, 視覚背側経路に沿って前方に向かって処理されてきた空間視情報 (B) が統合される。(下部の矢印は視覚腹側経路)

ニューロンは, 体性感覚と視覚とを統合して, 空間内における身体イメージをコードするものと解釈される。これらのニューロンは, 身体像を構成する, 体部位 (Iriki et al., 1996, 1999; 入来, 1998), 姿勢 (Obayashi et al., 1998), 運動 (Tanaka et al., 1999) などの各要素をコードする独立したニューロン群によって構成されていた。本稿では, まずこれら身体像をコードするニューロン群の『自己と周囲の空間を, 機能に基づいて意識的に構造化し操作する柔軟な空間構成能力』に対応する活動特性を手掛かりに, 高次認知機能の神経メカニズムについての考察を進めていくことにする。

1. 霊長類の「知性」の成長と進化の神経メカニズム

図3左側に示すのは, ヒトが誕生から成長するにつれて, 脳内に形成される世界の内部表象の性質がどのように変化するかを心理学的に考察した

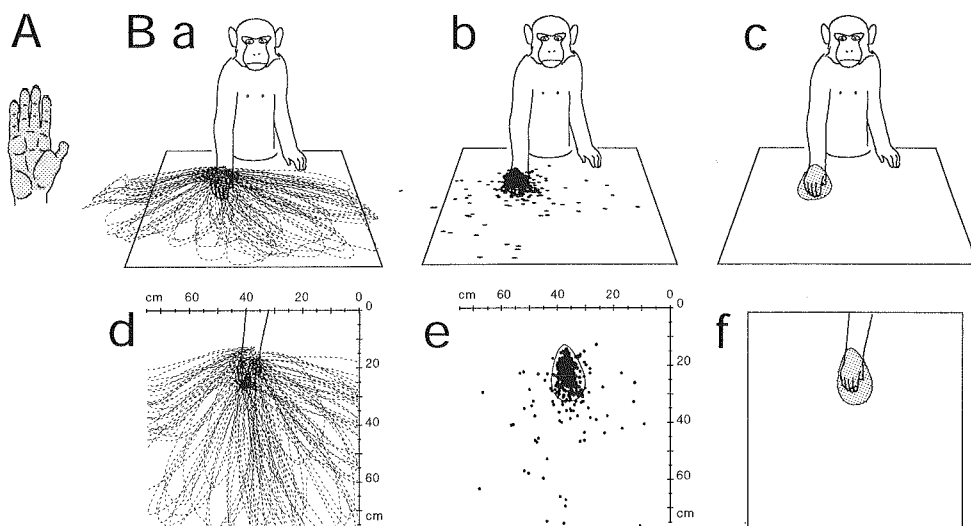


図2 体性感覚 (A), および視覚受容野 (B) の同定方法

体性感覚受容野は, 軽い触刺激や圧迫, 関節の受動的屈伸, 腕/手/指の能動的運動に対する反応特性によって同定した (A; 陰影部)。視覚受容野は, 空間走査用の視覚刺激プロップがそのニューロンの発火を密に引き起こす空間の範囲 (B, c f; 陰影部) と定義した。(本文参照)

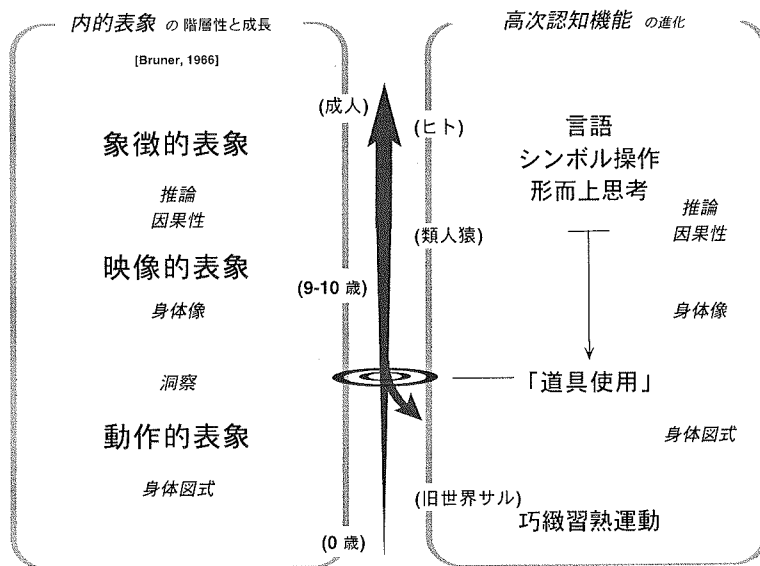


図3 ヒトの認知能力の成長（左）と霊長類の認知能力の進化（右）を比較して模式化する。中央の矢印は成長および進化の方向を示す。

Bruner (1966) の考えを説明する模式図である。ヒトは、生まれた瞬間から外界の様々な刺激にさらされ、環境に適応した自己の生存のための営みを始める。このときヒトは、身体に備わった様々な知覚器を通じて事物の意味を認識する。すなわち、自己の心の内に形づくられた、外界の森羅万象の事象の脳内表象、つまり「脳はいかにして世界を表現しているか」という「世界観」の獲得である。この内部表象は、それがどのような身体や脳の活動を通して獲得されるかによって、成長と共に「動作的 (enactive)」→「映像的 (ikonik)」→「象徴的 (symbolic)」なものへと性質が変化し付加されて、その適用範囲が順次拡大して行くものと考えられる。図3右側には、異なる進化段階の霊長類であるヒト・類人猿・旧世界サルの認知能力を、左側のヒトの認知能力の発達段階に対応させて示す。これまでの伝統的解釈に基づけば、シンボル (象徴) 操作による言語や形而上学的思考はヒトでのみ実現されると考えられており、道具使用や推論に基づく思考はチンパンジーなどの類人猿以上の霊長類でのみみられ、ニホンザルなどの旧世界サルでは巧緻性を要求される習熟運動は可能であるものの道具使用行為などはご

く希にしかみられないと信じられてきた。しかし我々は、うまく訓練すればニホンザルでも比較的容易に熊手状の道具を使うことができるようになることを示した (Iriki et al., 1996) (図4)。我々がこのような道具を使う時には、道具は手のイメージに同化して手の延長になった様な (あるいは手が伸びた様な) 内観を持つ。はたして、サルもこのような内観を持ち、上記の Bimodal ニューロンはこの様な意図的に操作された身体表象をコードすることができるのだろうか？ もし可能ならば、これを手がかりにシンボル操作の脳内機構を科学的に解明する突破口が開けるのではないかと期待される。

a. 「動作的」身体表象のコーディング

生まれたばかりのヒトの赤ん坊は、自分の顔面・四肢がおこなう動作や物品操作などの行為の様式を通して得られる、触覚や固有感覚などの主に体性感覚情報の時空間的構造をもとに世界の様式を把握する。この表象は「動作的」で、意識に上らない「身体図式」(Head & Holmes, 1911) の一様式として脳内に格納されるものと考えられる。

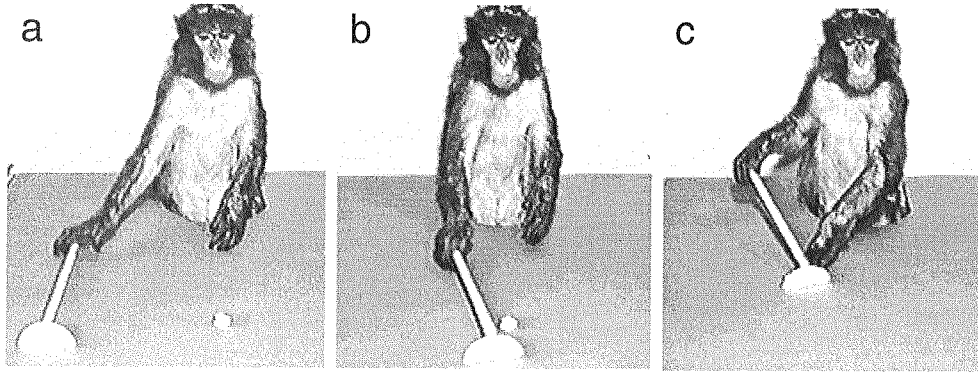


図4 ニホンザルの道具使用行為

餌（リンゴの角片）を手の届かない距離に置くと、手近ある熊手状の道具を取り上げて（a）、その先で餌に到達し（b）、手元に引き寄せて反対側の手で餌を取り上げる（c）。（入来，1998より改変）

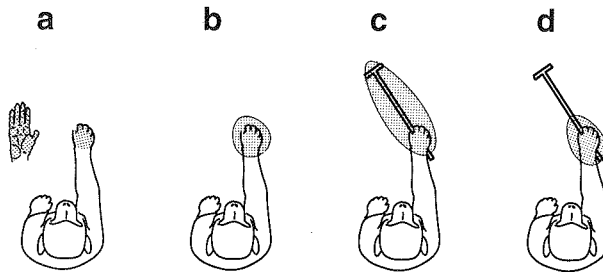


図5 道具が同化して手が延長したイメージの符号化

手に存在する体性感覚受容野（図左、挿入図）を包含する視覚受容野（a；陰影部，以下同様）。手のイメージをコードすると解釈される）は、道具使用直後には道具に沿って拡大し（b）、道具使用中止後には再び縮小した（c）。これは、道具が心理的に手の延長になったことを反映すると考えられる。（Iriki et al., 1996より改変）

熊手状の道具を使って遠くの餌をとるように訓練したニホンザルの頭頂間溝前壁部の手/前腕に体性感覚受容野のある Bimodal ニューロンでは、素手のときに手/前腕の周囲の空間にあった視覚受容野（図5 a）が、サルが道具を使用する時には道具に沿って延長した（図5 b）。ところが、道具を使用するのではなく単なる物体として手に持っただけの状態の時は、視覚受容野は手元の空間に局限していた（図5 c）。したがって、これらの変化はサルが道具を使用しようとする意図に関連してひき起こされたものと考えられる。これらのニューロン活動特性は、道具使用時に身体イ

メージが変化して道具が手に同化するという心理学的経験に対応する神経生理学的現象を計測したものと解釈される。さらに、サルは熊手を持つと到達距離が延長すると正確に理解しているらしい。なぜなら、道具を使えば届くが素手では届かない距離に餌が提示されるとサルは迷うことなく熊手を使ってそれをとるが、素手でも届く近距離に提示されると道具をもたずに直に手で取りに行き、道具を使っても到達できない遠方に提示すると諦めて道具も放棄してしまう。これらの“間合い”の判断は、実際に道具を使って試してみることなしに、餌の置かれた位置を一つつただけで

即座に下される。したがって、サルは状況に応じて到達できる距離を把握しているものと推察される。この行動に対応して、手に道具を持っていないときには腕の届く範囲の空間に視覚刺激が侵入したときに強く応答し、道具を手を持って使用した直後には視覚受容野が道具の届く範囲の空間に拡大する Bimodal ニューロンが存在した（このニューロンの体性感覚受容野は、近位上腕および肩周囲の皮膚であった）。すなわち、このニューロンはその状況における到達範囲をコードしていると考えられる。これらの Bimodal ニューロンがコードする身体イメージは、サルが習得した行動の変化に対応しており、この表象は Head & Holms が 1911 年に提案した、空間内における行為の生成の無意識的過程に關与する「身体図式 (Body Schema)」に対応する動作的表象であると考えられる。

最近、ヒトでもこの様な道具使用に伴う脳内の身体図式の表象の変化が起こるらしいことを示す脳損傷患者の神経心理学的知見が得られている。Farne ら (2000) は、右脳損傷によって引き起こされる cross-modal extinction を利用してこの事実を証明した。これらの患者は患側 (右) の手の近傍に視覚刺激が提示されると、対側 (左) の手に与えられた触覚刺激を無視する。熊手状の道具を使用した直後には熊手の先端に与えられた視覚刺激によって同様の現象が引き起こされるが、道具を使用しない状態で同一の視覚刺激は無効であるというのである。これは、ちょうど道具がその使用によって身体図式に同化されて手の身体像が延長したことに対応する現象であり、その神経機構として上記のサル頭頂間溝部皮質の Bimodal ニューロンの活動が寄与するものと考えられる。

b. 「映像的」身体表象のコーディング

ヒトは 9~10 歳頃までに、視覚情報処理能力が発達して、視覚的な世界像および身体像をあつかって、両者を洞察的に構成することが可能になる。この様な「映像的」表象の獲得過程において、子供は事物の空間内での心的回転 (Mental Rotation) が可能になり、さらにこの能力を発

展させることによって道具を工夫して自在に使い、世界構造を意識的に再構成する能力が芽生えるものと考えられる。

サルに、直接手元を見る代わりに、モニタ上に写された自分の手のリアルタイム映像を見ながら餌をとるよう訓練すると、頭頂葉の Bimodal ニューロンは視覚的身体イメージがモニタ上に投影されたことを反映すると解釈される活動様式を示した (Iriki et al., 1997)。これは、モニタ上の身体映像を自己と認識して、身体イメージがモニタ上に投影されたものと考えられ、サルにもビデオ映像内の自己画像を自己と認識し、映像を基に行う行為を行う能力が有ることを反映するものと解釈される。また、モニタ内に形成された視覚受容野は、映像の拡大/縮小や位置の移動に従って変化した。このとき、実際の手が拡大/縮小/移動するわけではない（従って体性感覚情報は不変）ので、この視覚応答の変化は、身体表象の視覚的側面をコードして、その様式の変化のみに対応して意識的に変化させられているものであると解釈される。

次に、道具を使って餌をとる行動をモニタで見ながら行くと、先に直視下で道具を使ったときに見られたのと同様に手の周囲にあった視覚受容野 (図 6 a) は道具に沿って延長した (b)。さらに、映像効果装置によって、道具の先端のみを残して手の映像を消去すると、視覚受容野は道具の先端を中心とした領域に移動した (c)。これは、手のイメージが画面上の手がかりの変化に従ってシフトしたことに対応するものと考えられる (Obayashi et al., 1998)。したがって、これらのニューロンがコードする身体表象は視覚的状况に依存して、自己の身体動作からは切り離されて意図的に操作することが可能なものであると考えられるので、サルが映像的表象に対応するものを獲得したことを反映するものと解釈される。

c. 「象徴的」身体表象の生成と操作

ヒトはさらに成熟すると因果性を知覚し、推論することができる様になる。すると、内部表象は次第に外界や身体を持つ物理的拘束条件から解放されて、恣意的に創造・再構造化することができ

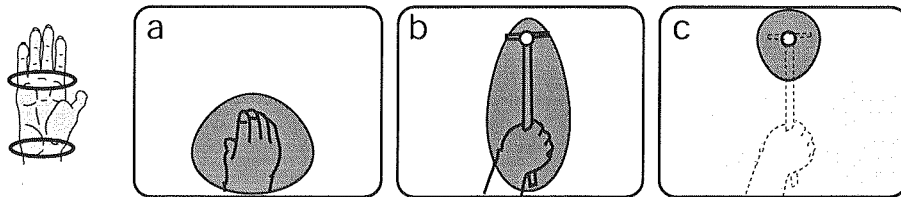


図6 ビデオモニター内の自己映像的イメージの符号化

ビデオモニターに映る手の周囲に形成された視覚受容野（a；陰影部，以下同様）は，道具を持つと手から道具周囲を含む映像領域に延長し（b），映像効果により手を消去し道具先端のみ映写（○）すると視覚受容野がその点を中心とした領域に移動した（c）。a～cの輪郭は，ビデオ画面の枠を示す。左挿入図は体性感覚受容野。（未発表）

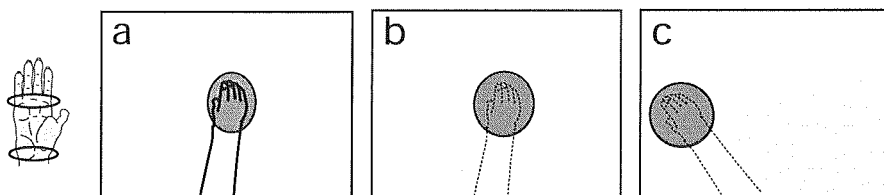


図7 見えない手のイメージの符号化

直視下で手の周囲に存在した視覚受容野（a；陰影部，以下同様）は，前腕を不透明な板で覆うと見えない前腕の真上の板上空間に残存し（b），板の下で前腕が変異すると視覚受容野もそれに伴って板上を移動した（c）。a～cの輪郭は，手を覆う位置に置かれた板で，透明（a）または不透明（b，c）に変化する。左挿入図は，体性感覚受容野。（未発表）

る象徴的なものに変化してゆく。ヒトの持つ高度な「知性」はこの象徴的表象を獲得し操作する能力によるものであると考えられる。

現時点で，ニホンザルがいわゆる「象徴的表象（シンボル）」を扱ったり，ましてや言語を持っているなど考えることはできない。しかし，何とかこれに迫る実験的手法はないだろうか？そこで，象徴的表象とは「外界や身体を持つ物理的拘束条件から解放されて恣意的に創造・再構造化することができる」ものであることに立ち返ってみる。そして身体表象の発達・進化の延長として，見えない身体イメージを形成し操作する神経機構の可能性について考えてみた。例えば，我々は暗闇の中で自己の手や身体が見えなくても，心の中の身体イメージをたよりにかなり正確な行為ができる。これならばサルもこの様な見えない（外界や身体を持つ物理的拘束条件から解放された）身体イメージをたよりに（恣意的に創造・再構造化）して行動できそうである。はたして上記の

Bimodal ニューロンの活動特性はこの様な表象にも対応することができるのであろうか？

サルが餌取り行動を行っている前腕を上から不透明な板で覆って見えなくすると，直視下では手の周囲に存在した Bimodal ニューロンの視覚受容野（図7 a）は隠された前腕の真上に相当する板上の空間に残存した（b）。板の下で前腕の位置が変わると，視覚受容野もそれに伴って板上を移動した（c）（Obayashi et al., 1998, 2000）。これらの活動様式は，体性感覚情報と視覚情報の統合処理の結果，空間内における前腕の表象を心的に生成した結果を反映するものと解釈される。ここで注目すべきなのは，これらのニューロン活動は，実際の視覚の手掛かりが物理的空間には現実には存在しないにも拘わらず，それを心の内面に創造しそれに対して応答していると解釈されることである。すなわち，これらのニューロンがコードする事象は，外界の物理法則から解放された恣意的なものである。このことは，サルにも象徴的

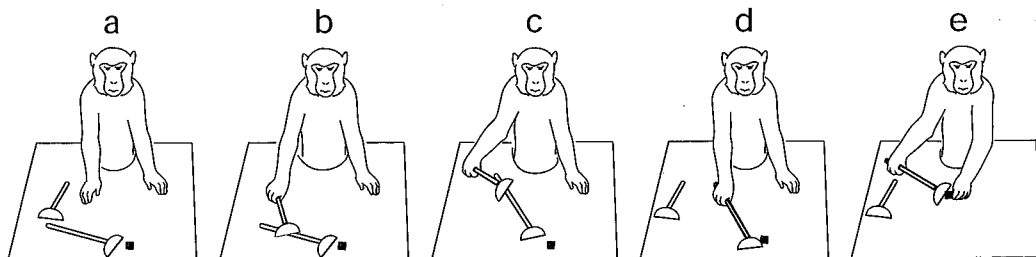


図8 長短二種類の道具を計画的に組み合わせて使用することによる餌とり行動

a：手の届く位置に短い道具（それでは餌に届かない），遠方に長い道具（これには手が届かないがこれを使えば餌に届く）を置く。b，c；サルはまず短い道具で長い道具をかき寄せる。d，e；次に長い道具に持ち替えてそれを使って餌をとる。（未発表）

な情報を扱う前兆が存在することを観測したことにはならないだろうか？

また，サルも複数の道具を（時には変形させて）順次洞察的に組み合わせて一連の目的をもった動作を行うことができる（図8）という行動的観察結果を得た。すなわち，サルは道具の持つ「機能」を記憶し，道具使用行為の「時系列」を理解し，機能の「因果関係」を認識して，これらを推論や論理的計画に基づいて結果を予測して，恣意的に身体像を操作・構造化するという，純粋に内観的な過程を構成する能力を持つと推定される。これらの機能は，「図式の操作」から発展したと考えられる，抽象化・記号化された「シンボル」やそれに基づく概念を形成してそれらを操作する能力の萌芽に対応するものであろう。

2. 「シンボル操作の起源」研究の背景を再考する

これまでに述べてきた各個別の研究成果が，互いにどのような関係にあるのかを，もう一度振り返ってみることにする。我々の認知神経生物学的研究課題の目的は，まず「道具使用」を手掛かりとなるモデル実験系として，論理的概念思考や形而上学的思索の基礎たるシンボル操作能力の脳内機構の解明に挑むことにあった。この着想の枠組みを概念的に示すのが図9である。中央には，哲学者エルンスト・カッシーラーが提案した（Cassirer, 1923, 1945），生物を人間と動物とを対立軸

とする二分法で分類する立場にたったときの情報システムの構造を示す。それによれば，ヒト以外の動物（中央部破線より下方）の情報システムでは，感覚系と反応系（運動系）の生得的に固定した関係によって，環境に適応して最適な生命維持活動を営んでいる。これに対し，ヒトの情報システム（破線より上方）には，これら二つの系の上に外界の物理的拘束条件から解放されたシンボリック・システムがあり，これによって自由意志にもとづいた世界の恣意的な再構成が可能であるとする。しかし，これを我々神経生理学者の視点にたつて脳構造から考察すると，感覚系は感覚皮質に，反応系は運動皮質に，シンボリック・システムは連合皮質に相当するではないか。動物にも（少なくともニホンザルには）ヒト脳に対応する様な立派な連合皮質があるのであるから，シンボリックシステムが全く無いとする理由は見あたらない。では，なぜこれまでこのシステムについての研究がなされてこなかったのだろうか？

左には，これらのシステムが扱う，世界における情報の階層構造を示す。現実世界における物理的パラメータやエネルギーとしての実在情報は，それを指し示す神経インパルスなどの記号列に変換することは比較的容易に達成され，動物の情報システムもこれを日常的に扱うことができる。それに対して，物理的拘束条件から自由に，恣意的にシンボル（象徴）化した情報は，それを扱うシステムを独自に発達させたヒトによってのみ扱うことができるとする。ここで，記号までを扱う感覚系と反応系までは，そこに電極を刺入して神経

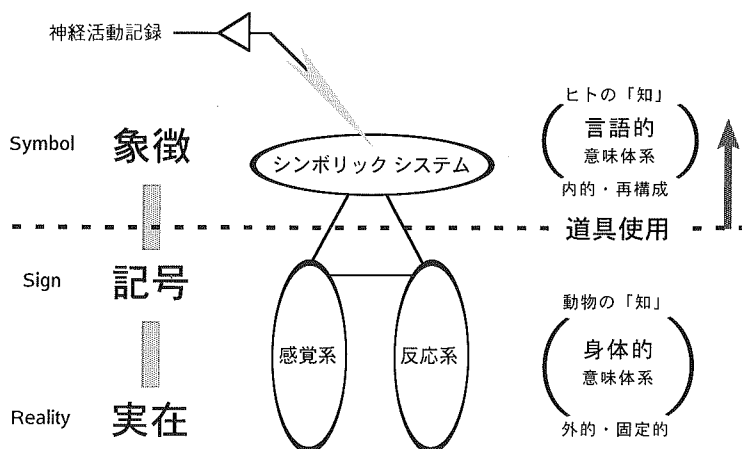


図9 情報の階層構造（左），生物における三つの情報システムの関係（Cassirer, 1945），ヒトと動物における「知」の意味体系と「道具使用行為」の占める位置（右）の相関図

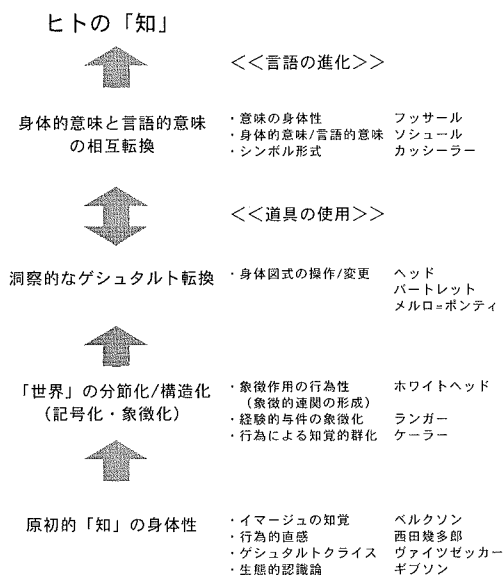


図10 身体的「知」と言語的「知」の相互転換的構造

左段に概念的項目を，中段にそれらの項目に対応する哲学的キーワードを，右段にはそれぞれのキーワードを提案した哲学者の名を列挙する。

活動を記録したときに，その活動様式に対応する外界の物理的パラメータを直接計測することができるので，両者を対応づけて解釈することが可能であった。しかし，シンボルシステムは外界と対応づけられない内的な「心の内」の活動であるの

で，動物でその神経活動を計測しても，その意味を解釈することは不可能であった。我々の研究は，実験系を工夫して設計し，以下に述べる様に動物を訓練してその脳機能をヒトのそれに実験的に近づけることにより，この従来不可能と考えられていた領域に切り込むことができたものと位置づけている。

前述の非常に概念的な構造を，動物とヒトの持つ知的意味体系にあてはめてみたのが図9の右側および図10である。動物の「知」・身体的意味体系とは，与えられた環境とそれにうまく適応した自己との相互作用によって生存に寄与しようとするもので，自己の体の特性と外的環境の特性によって固定的に決まっており，自己の身体的行為を通して獲得される。それは，ある意味では，潜在的で顕在化しない原初的な「知」（図9右下，図10最下段）であるとみなされる。一方，ヒトの「知」・言語的意味体系（図9右上，図10最上段）とは，恣意的にシンボル化された言語に基づくものであるため，環境や自己の物理的特性に束縛されることなく，意図によって自由に変更・再構成することができる。ヒトはこの様な自在な意味体系をもつことによって知識が一段高いレベルに昇華したのではないかと考えられる。このとき，はたしてカッシーラーの言う様に，動物の固定的な身体的意味体系と，ヒトの再構成可能で柔

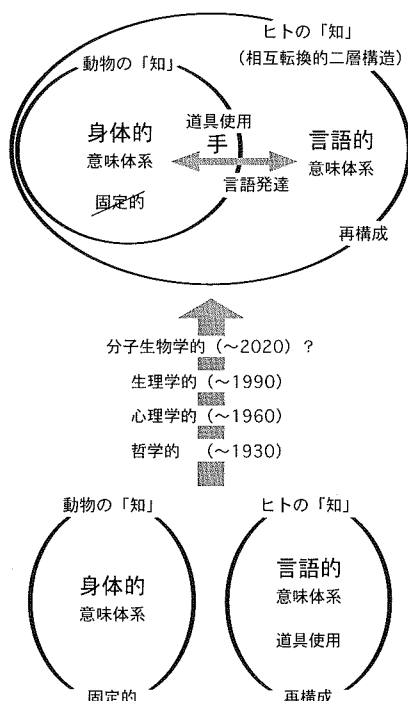


図 11 身体的「知」と言語的「知」の統合に至る歴史的展開

軟な言語的意味体系の間には、不連続な溝があるのだろうか？ 我々は、もちろんこれらは連続的であるとの立場をとっている。もう少しつきつめると、それは、図 10 に示す様な幾つかの段階を経て、相互転換的な二重構造になっていると考える。すなわち、動物の「知」は、身体的意味体系を基本にして、世界を分節化・構造化するものでありながら、決して完全に固定的なものではなく、訓練次第では道具も使うことができるようになる（図 9 右端上向矢印）。この時、身体図式の操作や意図的変更を伴う様な洞察的ゲシュタルト転換能力が芽ばえ、それと並行して、言語的意味体系と基本的に同じ論理構造・原理をもった意味体系が発達してきて、意図による洞察的再構成が可能な、相互転換的二重構造を持ち、ヒトの「知」を獲得するに至ったとする考え方である。

上記の様な構造をもつ考え方が歴史的にどのような変遷をたどって発達してきたかを、時系列的に再構成して並べ直して考えてみたのが図 11 であ

る。意味体系や「知性」についての思索は、太古の昔から様々な先人が思いめぐらせてきたことがらであるが、自然科学が発達して実際のデータや科学的知識を取り入れた考察が本格的に始まったのは、今世紀の始め位から 1930 年位までの哲学者によるものであったと思われる。科学の歴史において、あるアイディアは一世代（だいたい 30 年位）を経るごとに、より応用的な分野にその活動の中心が移ってゆくものであるが、この問題についての次のピークは 1960 年前後の心理学に舞台を移すことになる。そこでは心理学者たちは様々な内観に基づく心理現象を捕まえだした。そして 1990 年代になってこの心理的な現象を、客観的に観測可能な脳の生理現象としてつかまえることができるようになったのが我々の研究だと考えている。すると、次の世代（2020 年前後まで）には、このテーマはより応用的な生物学のプラットフォームに乗っているだろうというのは自然科学の歴史の自然な流れだと思われる。そこで次の段階として、「知性」を分子遺伝学的手法によって生物学的に説明しようとする試みについて考えてみることにする。

3. 高次脳機能の手法横断的解析

それでは次に、前節で述べたような構造を持つ「知性」は、どのような切り口で、自然科学的研究の対象となり得るのかを考えてみることにする。「知性」も生物としてのヒトの脳が作り出す産物であることには違いない。従って、その産生は脳活動による機能の現れによるものであることに疑いの余地はない。それでは、脳活動が生み出す様々な機能はどのようなサブシステムによって構成されているのだろうか？ 図 12 左側は、その階層構造を模式的に示すことによって、知性を生物現象として構成することを試みたものである（Shepherd, 1994）。まず、「行為」として外界に表出される表現形（A）は、ある特定の経路を介して結合している神経系の働きの結果もたらされるものであり（B）、この神経系はより下位の構造である各中枢とその内部の局所回路の働きの結

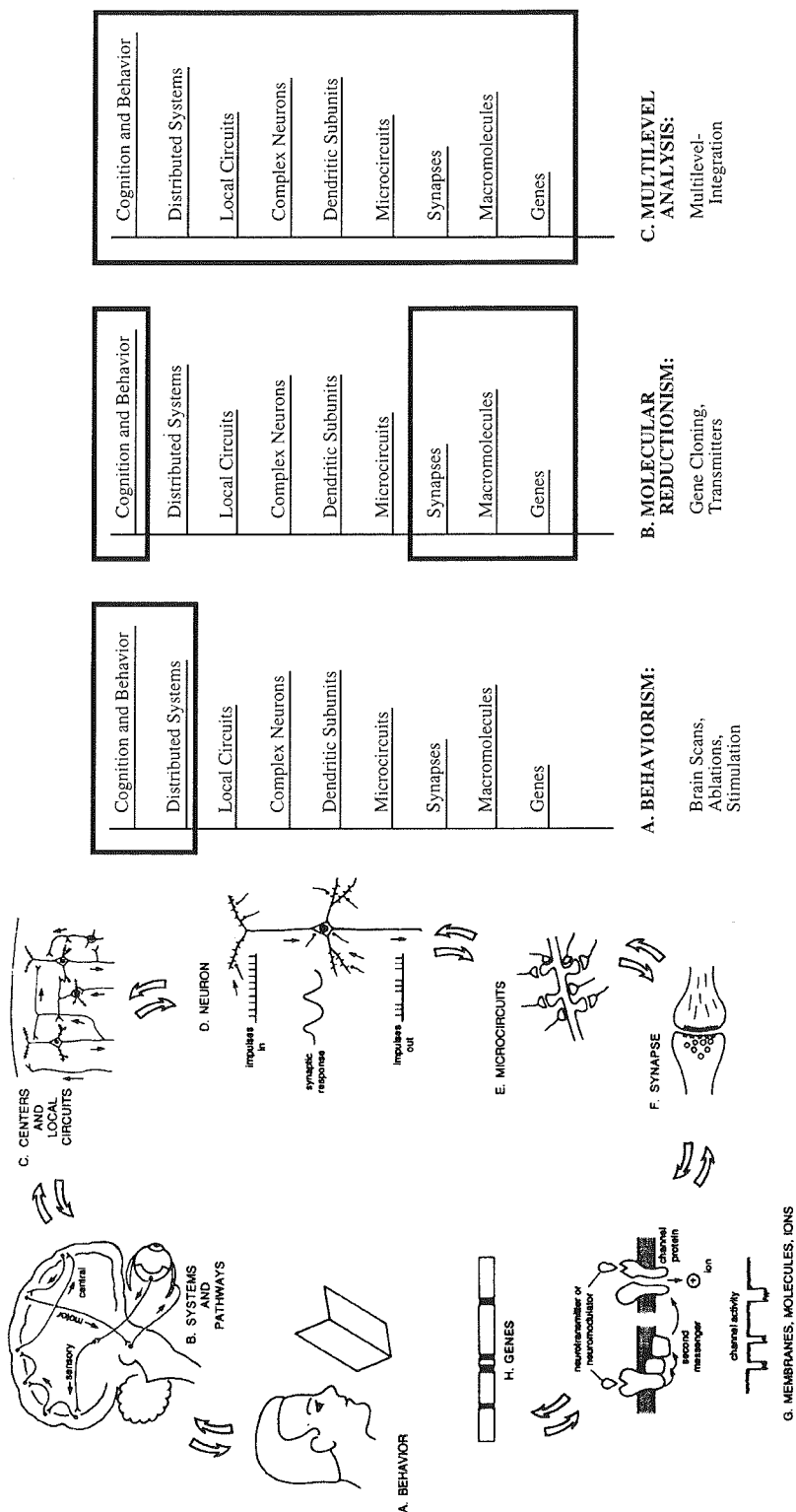


図 12 認知神経生物学の階層構造 (Shepherd, 1994 より改変)

果であり (C), これはさらにその構成要素である神経細胞 (ニューロン) の特性に還元され (D), この特性はニューロンの微細構造である微小回路 (E) やシナプス (F) の性質によって決定され, これらの微細構造の特性はこれらを構成する単位膜や分子・イオンの特性 (G) が定め, これは遺伝子でコードされる情報によって制御される (H), といった具合である。すなわち, 知性をはじめとするヒトの行為の総ては, 最終的には遺伝子のレベルまで物質的に還元可能だとする見方である。この様に, ハードウェアとしては分析的に還元されても, その機能を関係づけるソフトウェアの部分はまだ不明である。

これらの機能を研究する戦略として可能な研究手法を大まかにまとめたのが図の右半分である。A は行動学的手法による機能解析である。この手法は, 動物や被験者に実験的に操作された行為を行わせて, それに対応する脳活動を非侵襲脳活動記録法により計測したり, 脳損傷や刺激によって行為・行動がどの様に变化するかを観察・記述することによって分析する方法であるが, その機能を実現する脳構造の詳細なレベルまで研究領域が及ばない。B は分子レベルまでにおよぶ要素還元論的解析法である。この手法では, 神経系の微細構造の決定に関与する分子や遺伝子を抽出し, これらが欠落あるいは異常発現したときにどのような行動的特徴が引き起こされるのかを解析する。しかし, 上記二つの手法では, 行動と物質の間の相関関係を推定することはできても, 脳メカニズムの機能連鎖として全体を構成して, 「知性」を自然科学的に説明することはまだ不可能である。そこで必要になるのが, 行動と物質をつなぐレベルである神経回路網の生理学的解析を中心に据えた, 手法横断的解析法 (C) である。しかし, これまでにはまだこの様な統合的研究を霊長類の高次脳機能を対象に行って成功した例は希有である。

それでは, C に示す様な多手法を横断的に運用する研究戦略を考える場合にはどのような点を考慮したらよいのだろうか? 図 13 は図 12 の右半分の縦座標軸にあたる各手法の階層を横軸にとって再構成した模式図である。図 12 で上にあったレ

ベルを左に, 下のレベルを右にとってある。上へ向かう座標軸は, それぞれのレベル内の範囲での研究の進展を示すものとする。ここで, 左右に広がるそれぞれの研究分野のレベルは, 大まかに「システムのレベル」, 「神経回路のレベル」, 「要素のレベル」に対応づけることができ, 左に研究の範囲を広げれば統合的 (あるいはボトム・アップ的), 右に広げれば還元的 (トップ・ダウン的) に全体の系をとらえようとする試みに対応する。これまでのところ, 要素に関する知見を積み重ねて神経回路網の動作を説明したり, 回路の働きに必須な分子要素を同定してその機能を特定することは成功している様に見える。しかし, これらの知見から生体システムの全貌を構築してその特性を理解するまでには至っていない様に思われる。回路や要素と, 生体システムとのレベルの間には本質的に不連続な溝が存在する様である。これは丁度, アルファベット・「いろは」や文法を理解することによって, ある程度意味のある文章を作ることではできても, シェイクスピアや源氏物語の様な高度な文学作品を創造し理解することが不可能である, とのアナロジーにたとえることができるだろう。

この様な不連続性を克服するために, 我々は以下の様な 2 段階の戦略をとることにした。すなわち, まず第一段階として, 前節で述べた様な「知性」の構造に関する考察から, その本質的な鍵を握ると思われる脳機能を見極めた上で, それに対応する動物実験モデルを確立し, この機能を担う脳神経機構を生理学的に解析してできるだけ高いレベルにおいて「知性」の働きを神経電位などの物理現象として客観的に観測する。つぎに, 第二段階として, 観測した現象を参照しながら「知性」を担う脳部位から神経回路, シナプス, 分子, 遺伝子へと次々に微細な構造に絞り込んでその詳細を検討して, 最後にもとの機能に還元してそれらの働きを再検討する, というものである。ここでは, 訓練された慢性ニホンザルを系統的に一貫して用い, 以下の三つのサブテーマの連携を生かした統合的なトップダウン的アプローチを用いて研究しようとする。すなわち, 1) 先ず前述したような行動学的に特徴のあるニホンザルの脳

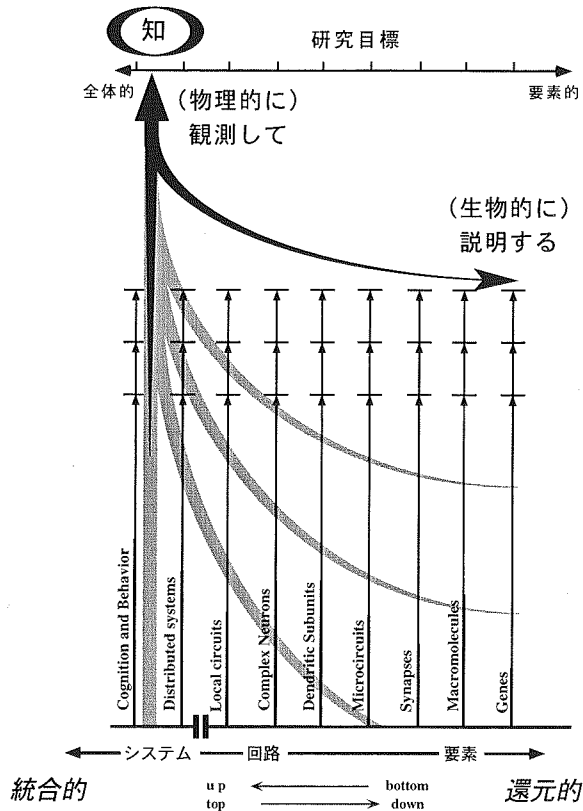


図13 手法横断的研究戦略

高次機能を確認し、2) この機能の獲得に対応する大脳皮質ニューロン活動を神経生理学的に記録したのち、3) それらのニューロン活動の形成に関与する神経結合様式の変化を超微細構造を含む形態学的方法によって同定し、4) この形態的变化をコントロールするメカニズムを遺伝子レベルで解明しようとするものである。本稿1節であつかったニューロン活動特性の解析は、上記1)～2)の段階に相当する。以下の4節では上記3)～4)に相当する研究の試みを紹介する。

4. 霊長類高次認知機能の分子遺伝メカニズムに挑む

さきに述べた行動学・神経生理学的研究により、道具使用学習に伴って視覚入力が頭頂葉の体性感

覚皮質に侵入し強化されて、ニューロン活動特性が変化することが示唆された。このような学習依存的な神経回路形成は、通常約2週間の訓練期間中に、動物の意欲の程度に依存して達成されるようである。そこで、次の段階として、この領域に焦点をあてた分子生物学的研究に着手したところである。これには、動物のトップダウン的なニューロン活動によって制御される、タンパクの活性化、タンパク間の相互作用、リン酸化などのタンパクの修飾、あるいはタンパク合成を伴う新規遺伝子の発現、等が関与する可能性があり、現在までに以下の様な分子遺伝学的解析を行って、一定の知見を得ている。

(1) 道具使用行為(運動)の学習習熟度の定量化; 学習依存的な神経回路形成に関与する分子遺伝学的メカニズム解明のためには、脳内遺伝子や転写調節因子の発現様式を異なる学習段階で比

較する必要がある。その方法としては、学習段階を定量化して、均質なサル脳標本を一定数そろえることが求められよう。そこでまず道具運用運動の軌跡を定量化した結果、サルの道具使用行動の学習過程が以下の三つの段階を経て進行することが判明した (Ishibashi et al., 2000)：すなわち、感覚学習期、運動パタン形成期、運動習熟期、である。また、運動パタン変化の解析により、初期の感覚学習課程には体性感覚と視覚の再統合による身体周囲空間構造認知の再編成が関与することが示唆された。

(2) サル道具学習に伴う既知遺伝子の発現様式；道具使用学習への脳内遺伝子・転写調節因子の関与を解析する初段階として、まず既知の最初期遺伝子 (IEG) の発現パターンを IEG タンパク抗体反応を指標に検討した結果、学習が完了したサルの中心後回皮質では頭頂間溝前壁部を中心として Zif 268 と c-Fos の発現が、学習していない動物あるいは対側大脳半球に比べて 2～3 倍程度増加しているが、Jun-D は変化していないことが示唆された (Ishibashi et al., 1999)。

(3) サル道具学習に伴い発現の変化する新規遺伝子の探索；道具使用学習に関与する新規遺伝子を、differential display, subtraction, representative difference analysis, random sequence を行って探索するために必要な、ニホンザル脳の cDNA ライブラリーを作製した。さらに、良質な脳 mRNA の調整条件を設定し、分離された遺伝子の機能解析を同時に行うことのできるシステムを構築するための実験を重ねている。新規遺伝子が同定できた場合には、可能ならば最近実用化されつつある放射性遺伝子マーカーによってそのアンチセンス核酸を標識し、PET を用いてその遺伝子の学習中における発現動態の解析を行うことも、現在技術的に可能になっている (Langstrom, 1997)。さらに、道具使用学習に伴って発現する新規遺伝子が同定された場合には、それらのアンチセンス核酸をサル脳内に限局的微少導入し、その脳領域における遺伝子機能の行動発現への関与の様式を検討するなどの、評価法が考えられる。

現時点では、上記の様な一連の「知性の分子生

物学」などとは、まだ一見無謀な挑戦であると思われるかもしれない。しかし、以下の様な点に特に注意をはらいながら、全体を見通した戦略に沿った研究を展開するとすれば、この研究目標に切り込むことが可能になるかもしれないと思っている。図 14 は、図 13 に示した、この研究を基本的研究戦略をより象徴的に描いた概念図である。横軸は多種の手法にわたるヘテロジニアスな座標軸、縦軸はそれぞれの手法における研究の到達深度を表すホモジニアスな座標軸と考えて頂きたい。すなわち、横に展開するとこの研究は多くの種類の専門家が参加するチーム分散的なものになり、縦に展開するとそれぞれの個人の頭脳の中で熟成するアイデアに依存する様な各個集約的なものになる。この様な、いわば戦略空間のなかでは、以下の様な点に特に注意をはらって全体を見通した設計をたてる必要がある。

(1) モデル系の抽出；我々の研究では「道具使用」に注目したモデル系を設定した。これは、最初の問題設定にあたって、できるだけ深い洞察的な考察によって、問題とされる系の本質的な鍵を握り、かつ実験可能な系を抽出することが肝要である。その結果としてこの研究プロジェクトの総てがここに依存することになる。したがって、この縦向きの矢印はできるだけ高く上にそびえ立つ必要があり、そこから下を見下ろして、本質的モデルを抽出する努力をする必要がある。

(2) 均質標本の量産；次に、モデル化した実験系を分子生物学的解析に持ち込むためには、質的に程度のそろった標本を多量に用意することが求められよう。霊長類の認知機能を研究対象にするときには、この点がネックになる場合が多い。我々の研究では、認知機能を客観的に計測可能な運動発現系のパタンとして観測することを可能にした。さらに、サルにとって訓練が比較的容易 (2 週間程度で学習が完成する) でありながら、高度な認知機能が要求される「道具使用」をモデルにえらぶことによってこの問題を解決している。

(3) 確立手法の選定；霊長類を実験対象とした研究では、どうしても用意できる標本の数量が制限されるので、その研究のなかで新しい手法を

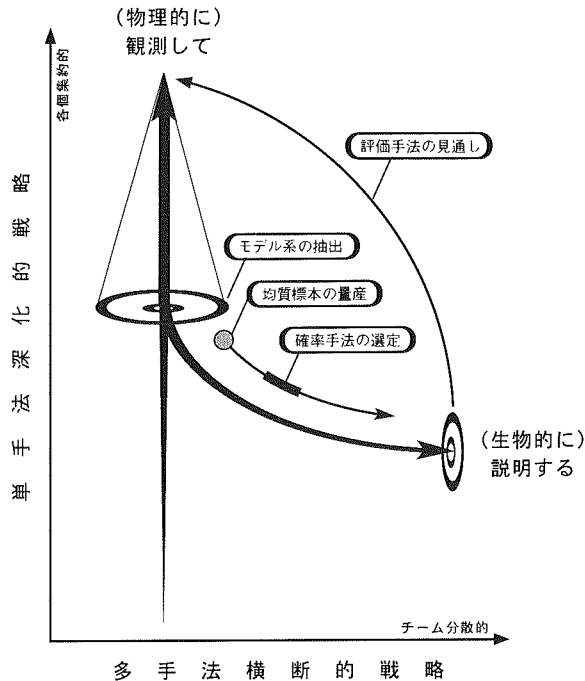


図 14 手法横断的研究戦略の設計思想

開発しつつ研究を展開するのには、大きなリスクがある。したがって、すでに確立している手法を応用して、それらを組み合わせて、新しい実験系に適應するのが得策であると考えられる。

(4) 評価手法の見通し；我々の分子遺伝学的研究は、まだ得られた成果を行動にもどして評価する段階には至っていないので、現時点で確定的なことはいえない。しかし、前節で述べた様に、現有の手法をもとに、評価法の見通しをたてておき、もとのモデル系にフィードバックする筋道をあらかじめたてておくのが有用であろう。

上記の様な戦略をとることによって、研究の達成度をより高度なものとし、一人の力では及ばない多方面に渡るチームを形成して、その間でリスクを分散管理しつつ、全体として着実に成果を獲得することができるものと考えている。

おわりに

本稿で紹介してきた我々の認知神経生物学的研究は、道具使用行為を足がかりに、より高度なシンボル操作機能であるヒトの言語機能の脳内機構

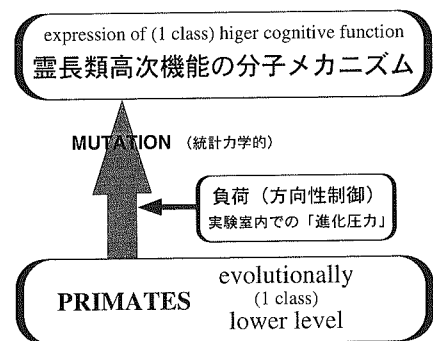


図 15 霊長類高次認知機能研究の戦略

の解明へ挑戦するものであった。この研究では、これまで道具使用をしない（おそらくは極希にしか自発的には行われないかもしれない）と信じられてきたニホンザルを訓練して、それに伴う脳神経活動および脳内物質の変化を検出しようとした。これを大胆に模式化すれば図 15 の様になるであろう。この研究手法の特徴は、進化的に低いレベルの霊長類に学習負荷を与えて、進化的に高いレベルの霊長類で初めて発現する様な高次脳機能を実現させたことにある。この研究手法には実

験者によって制御可能な要素が二つあると考えられる。その一つは脳機能にかかる負荷の性質とその大きさ（あるいは強さ）である。そしてもうひとつは、高次機能実現のために各個体がとるストラテジーのバリエーションである。特に後者は、例えばヒトや類人猿だと、一つの結果を得るためにその知能の高さ故に各個体によって様々な差があつてそれを外から（あるいは本人も）推し量ることが困難であるが、レベルの低いサルを実験に用いたことによりかえってこのバリエーションが制限されて実験者が制御しやすいという利点を享受できるのである。この様な考えを巡らせた上で冒頭の引用文を読み直してみると、『大きな脳を持った人間が新しい生活方法を見出したというよりは、むしろ、道具の使用、地上生活、狩猟生活が人間の脳を大きくさせたのである』との記述が意味を持つ。すなわち、この進化の過程で偶発的に起こった事象を実験室内のコントロールされて状況下で誘導発現させることによって、より高度な認知機能を発現する脳のメカニズムの生物学的実体を、自然科学の射程にとらえて実験的に導き出しうる可能性を開くものではないだろうか？この様な考えは、現時点では妄想に近いものであるのかもしれない。しかし、本研究の成果を発展させることによって、より高度な心的象徴操作機能であるヒトの言語機能の脳内メカニズムの解明へと発展する可能性を開き、さらには形而上的な論理的概念思考の脳内メカニズムを知り、それに基づいて形成される文化・社会の特性を理解することにも貢献できるものと期待している。

文 献

- 1) Andersen, R.A., Snyder, L.H., Bradley, D.C. and Xing, J. : Multimodal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annu. Rev. Neurosci.* 20 : 303-330, 1997.
- 2) Benton, A.L. : Reflections on the Gerstman syndrome. *Brain Lang.* 4 : 45-62, 1977
- 3) Bruner, J.S., Olver, R.R. and Greenfield, P.M. : *Studies in Cognitive Growth*. New York, 1966, Weily.
- 4) Cassirer, E. : *An Essay on Man*. 1945 (宮城音弥 訳：人間 シンボルを操るもの。岩波書店、東京、1997)
- 5) Cassirer, E. : *Die Philosophie der Symbolischen Formen*, 1923 (生松敬三、木田元 訳：シンボル形式の哲学。岩波書店、東京、1989)
- 6) Farne, A., Ladavas, E. : Dynamic size-change of hand peripersonal space following tool use. *Neuroreport*. 11 : 1645-1649, 2000.
- 7) Head, H., and Holmes, G. : Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, 34 : 102-154, 1911.
- 8) Iriki, A., Tanaka, M. and Iwamura, Y. : Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurons. *Neuroreport*. 7 : 2325-2330, 1996.
- 9) 入来篤史 : サルの道具使用と身体像, *神経進歩* 42 : 98-105, 1997.
- 10) Iriki, A., Tanaka, M. and Iwamura, Y. : Self image in the video monitor is coded by parietal neurons. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23 : 211, 1997.
- 11) Ishibashi, H., Hihara, S., Takahashi, M. and Iriki, A. : Immediate-early-gene expression by the training of tool-use in the monkey intraparietal cortex. *Soc. Neurosci. Abstr.* 25 : 889, 1999.
- 12) Ishibashi, H., Hihara, S. and Iriki, A. : Acquisition and development of monkey tool-use : behavioral and kinematic analyses. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 2000 (in press).
- 13) Iwamura, Y. : Representation of tactile functions in the somatosensory cortex. In : J.W. Morley (ed.), *Neural Aspects in Tactile Sensation*. Amsterdam, 1998, Elsevier, 195-238.
- 14) Langstrom, B. and Watanabe, Y. : Sub-femtomole Biorecognition Project. Tokyo, 1997, Jpn. Sci. Technol. Corp.
- 15) Luria, A.R. : *Higher Cortical Functions in Man*. New York, 1966, Basic Books.
- 16) Obayashi, S., Tanaka, M., Iwamura, Y. and Iriki, A. : Parietal neurons coding the image of the invisible forearm. *Soc. Neurosci. Abstr.* 24 : 435, 1998.
- 17) Obayashi, S., Tanaka, M., Iwamura, Y. and Iriki, A. : Subjective image of invisible hand coded by monkey intraparietal neurons. (*Neuroreport*,

2000 in press).

- 18) 岡本夏木, 奥野茂夫, 村川紀子, 清水美智子 訳: プルーナー 認識能力の成長, 明治図書, 東京, 1997.
- 19) Shepherd, G.M.: Neurobiology, New York, 1994, Oxford Univ. Press.
- 20) Tanaka, M., Obayashi, S., Iwamura, Y. and Iriki, A.: Monkey intraparietal neurons activated by joint movements and moving visual stimuli. Soc. Neurosci. Abstr. 25: 1416, 1999.
- 21) Ungerleider, L.G. and Mishkin, M.: Two cortical visual systems. In: Analysis of Visual Behavior. (eds by D. Ingle, M.A. Goodale and R. J.W. Mansfield), MIT Press, Cambridge, 1982, 549-586.
- 22) Washburn, S.L. and Howell, F.C.: Human evolution and culture. In: S. Tax (ed.), The Evolution of Man. Vol.2, Chicago, 1960, Univ. Chicago Press.