

■ 綜 説 ■

進化論的視点から見た脳のシステムデザイン

小林 俊 輔

帝京大学医学部脳神経内科学講座

中枢神経系は高度な情報処理を担い、環境への適応的な行動を可能にする。この機能は生存競争上の優位性をもたらすことから、中枢神経系は高度な進化を遂げたと考えられる。中枢神経系の解剖学的構造と情報処理アルゴリズムを進化論の立場から説明する理論は John Hughlings Jackson や Gerald Maurice Edelman の貢献により発展した。その理論は進化的に古い構造に新しい構造が重層する脳の解剖構築を説明するが、比較的均質な大脳皮質において情報処理の回路網が系統的に形成されるメカニズムについては未解明の点が多い。本稿では、中枢神経回路の構築を決定する因子についての試論として、neural Darwinism, 目的志向性, 階層処理性, 時間精度, 軸索距離, スループット, 情報処理の分岐・統合の7つの視点を挙げて考察する。急速な進化を遂げる人工知能を理解し、その未来を予測する上でも、人間の脳の構造と計算アルゴリズムの理解は不可欠である。

キーワード：進化論, Neural Darwinism, Theory of Neural Group Selection, グラフ理論, 自己組織化原則

1. はじめに

神経系は系統発生の過程で多くの革新的進化を重ねることで、高度で柔軟な情報処理能力を獲得していったと考えられる。本稿では、進化の歴史が刻まれている脳の機能と解剖をその成り立ちから考察する。脳損傷患者の症候学の観察に基づいて鋭い洞察を行った John Hughlings Jackson や、進化論的見地から脳を理解することに取り組んだ Gerald Maurice Edelman など、多くの偉大な先駆者の業績があるが、本稿ではそれらの考察を振り返った上で、脳の情報処理回路の成立原則を考えてみたい。

2. 中枢神経系の進化

生物は中枢神経機能の進化により環境に対する適応力を向上させた。最初に神経細胞が出現した腔腸動物では、神経系は集約されておらず、散在

的なネットワークを形成するに過ぎない。ヒトデ、ウニ、ナマコなどの無脊椎後口動物では原始的な神経ネットワークが出現する。たとえばヒトデには周口神経環とよばれる主要な神経構造があり、そこから放射状に神経がのびている。これらの円形体躯において方向性なく分散した神経ネットワークに対して、神経細胞の集中する集中神経系では神経機能は飛躍的に発達する。集中神経系は前口動物の腹側から分化した腹側神経系 (gastroneuralia) と後口動物の背側から分化し主要な神経系を背側 (脊髄) に持つ背側神経系 (notoneuralia) に分けられる。背側神経系動物で背側外胚葉の神経板がまくれあがり神経管 (neural tube) が形成される。脊椎動物において細長い前後軸が生じてそれに沿って情報伝達を行う脊髄が進化したことが神経系の進化の一つの分岐点と考えられる。さらに神経管の前部が膨大化して脳となり、全身をトップダウンで制御する中枢が形成

されたことが、効率的な情報処理と身体制御を可能にした。進化とともに脳容積は増大するが、高度な情報処理は単に容積の増大によるものではなく、効率的な情報処理アルゴリズムの獲得によって実現されている。大脳皮質には旧皮質と新皮質があるように、システムとしても新旧のアルゴリズムが混在している。考古学において地層を見ると古い世界がわかるように、中枢神経系においてもその進化の歴史を垣間見ることができる。地層に埋もれた恐竜の化石と違うのは、神経系の旧システムは今でも稼動して我々の行動に影響を与えていることである。一方でヒトにおける大脳新皮質の発達は圧倒的な認知機能を実現し、より適切な意思決定、柔軟な環境適応、言語による意思疎通、集団行動、生産活動を可能とし、人類の繁栄をもたらしている。

3. 進化論からみた神経システム

Charles Darwin (1809-1882) の進化論は自然科学において絶大な影響をもたらしたが、神経科学も例外ではない。同じ英国ビクトリア朝時代に哲学者、社会学者として活躍した Herbert Spencer (1830-1903) は、進化論を神経系に適用した考察をしている^{1,2)}。Spencer は、神経系の進化は単純で小さくて均質な形態から複雑で不均質で統合された形態への移行と捉え、これは解剖学的なレベルと心理発達面の双方に関連していると考えた。また、神経系の進化は均一な平衡状態から分化・特化へ向かうのに対して、それと逆行する過程として dissolution という用語を用いた。この dissolution は脳損傷や変性疾患における中枢神経系の障害に対応するものと考えてよいだろう。Darwin や Spencer と同時代の臨床医であった John Hughlings Jackson (1835-1911) は臨床的観察に基づいて Spencer の思想を発展させ、大脳局在論の理論的土台となる weighted ordinal representation という概念を提唱した³⁾。すなわち、神経系は機能的に体の表象、再表象、再々表象の3つの階層で構成され、各階層における各要素はその下の表象のコピーであるという概念である。Hughlings Jackson の記載は抽象的であるが、最下層としては脊髄前角、脳神経核など、中間層としては大脳皮質運動野、大脳基底核、最上層と

しては前頭前野が該当し、各階層に体部位（例えば右手や左足）を表現する要素が存在する。この理論の背景には2つの原則がある。1つは高位の階層は進化の過程を反映して、より複雑で相互結合が多いという原則であり、もう1つは高位の階層は低位の階層に対して抑制的に制御するという原則である。この概念を用いると、損傷により機能が失われる陰性症状と、損傷により下位への抑制性制御が失われることにより出現する陽性症状を説明できる。例えば前頭葉損傷により原始反射である吸啜反射、口すぼめ反射、本能性把握反応などが出現することは前頭葉の抑制が解除される結果として理解できる。

神経系に対する進化論の応用をさらに追及した Gerald Maurice Edelman (1929-2014) は進化論的に中枢神経の形態、機能の発達を説明する Theory of Neural Group Selection (TNGS) という概念を提唱した (図1)^{4,5)}。TNGS は3つの項目からなる。

- 1) Primary repertoire: 発生期には遺伝的要因により特定の部位での解剖構造は一定程度個体間で均質であるが、epigenetic な要因により神経細胞やグリア細胞の形態と機能に多様性が生まれる。発生過程でこれらの多様性の中から自然選択が起こる。
- 2) Secondary repertoire: 神経系が入力信号を受容するようになると、感覚入力を伝達し、その特徴を検出・抽出し、感覚運動ネットワークを形成する過程が進行する。行動や経験を通じてシナプス結合強度が変化することにより primary repertoire の中から特定の神経細胞集団が競合的に選択される。
- 3) Reentrant signaling: 神経細胞集団が局所あるいは遠隔において相互に結合し、同調発火する。

Primary repertoire についてはシナプス刈り込みに関する発生学の研究がその概念を支持する成果を上げている。シナプス刈り込みとは、生後間もない時期の脳で高密度かつ過剰に形成されたシナプスが、その後の発達過程で不要な結合が除去され、必要な結合が強められ、機能的な神経回路

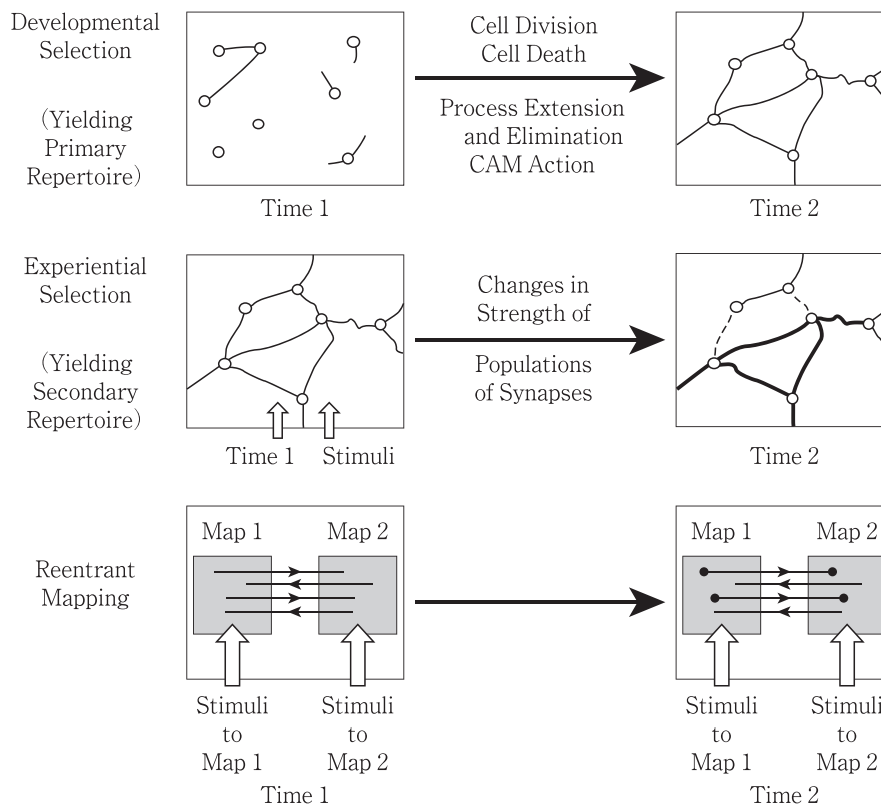


図1 Edelman の Theory of Neural Group Selection (TNGS) の概念図

上段：発生段階での選択。発生段階の細胞接着分子（cell adhesion molecule, CAM）や基質接着分子（substrate adhesion molecule, SAM）の分子機構による制御，成長因子のシグナリング，選択的細胞死により解剖学的なネットワークが形成される。この過程で primary repertoire が形成される。

中段：経験による選択。行動の結果として特定のシナプス集団で結合が強められたり弱められたりすることにより回路が形成され，これが secondary repertoire となる。強められるシナプス結合は太線で，弱められるシナプス結合は破線で示されている。

下段：再帰性（reentry）回路。機能的に関連する神経集団同士が，時間的に関連して活動することにより機能的に結び付けられる。

（文献5より許可を得て転載）

が形成される現象である。その一例が，延髄下オリブ核からの登上線維とプルキンエ細胞のシナプス形成である。発生初期には複数の登上線維が一つのプルキンエ細胞にシナプス形成しているが，そのシナプス入力の強弱に応じた競争が起こり，最終的にはわずか一本の登上線維がプルキンエ細胞の樹状突起にシナプス形成するようになる。

個体が経験する感覚入力に応じた神経回路の形成は experience-dependent plasticity とよばれ，同時に発火する確率が高い神経細胞はシナプス結合が強くなるという Hebb 則に基づく⁶⁾。哺乳類の場合，網膜で受容された視覚情報は，外側膝状体を経て大脳皮質の一次視覚野（V1）の主にIV

層に入力される。V1 の神経細胞には両眼の視覚入力に等しく反応するものから，片眼入力のみで反応するものまであり，どちらの眼により強く反応するかを眼優位性（ocular dominance）と呼ぶ。眼優位性はランダムにみられるのではなく，似たような眼優位性を持つ神経細胞が皮質表面に垂直に配列し眼優位コラムと呼ばれる機能構造を形成している。David Hubel と Torsten Wiesel は，生後3か月の子猫の片眼を縫合して，成長したのちに閉じた眼を開いたときに，後頭葉一次視覚野では，閉じられていた眼からの刺激に応じる神経細胞が大幅に減少することを発見した⁷⁾。また，視覚入力に臨界期に奪われた動物では，眼優

位コラムが不明瞭になり、遮蔽眼のコラムが縮小することから、視覚経験に依存した仕組みにより眼優位コラムが形成されることが明らかになった⁸⁾。コラム構造自体は視覚体験以前から存在するため、網膜から外側膝状体を経て一次視覚野でコラムを形成する神経回路は進化で獲得されたもので、Edelmanの primary repertoire に相当するものである。一方、眼優位コラムの形成は視覚経験に依存する experience-dependent plasticity によるものであり、Edelmanの secondary repertoire の概念に合致するものである。Experience-dependent plasticity は成人の脳においても学習の神経基盤と考えられている⁹⁾。

第三の項目の reentrance とは大脳皮質の複数の領域が双方向性の結合を通じて同期した活動を示し、これが情報の統合や意識の根本となっているとの主張である。中枢神経には視床—皮質のループや大脳基底核—視床—皮質を結ぶ回路など、神経活動のリズムや同期を作り出す神経回路が存在する。皮質領野間の神経活動の同期 (synchrony) や発振 (oscillation) は、神経ネットワークの形成や記憶・注意・意思決定などの認知機能に深くかかわっている^{10, 11)}。発振・同期は哺乳類の進化において概ね保存されていることから、脳の容量に依存しない普遍的な機能的原理を反映していると考えられる¹²⁾。大脳皮質では領域ごとに異なる情報処理が行われるが、大脳皮質のいずれの領野でもほぼ共通した6層構造をとっている。これは大脳皮質のモジュールが汎用設計で、共通した計算原理に基づいて機能していることを示唆しており、それらのモジュールが線維連絡で結ばれ、固有のリズムで発振し同期して活動する。高周波数の発振は近傍の神経細胞集団を同期させ、低周波数の発振は遠隔領野に及ぶ大規模なネットワークを動員することが示唆されている¹³⁾。

Edelmanの TNGS 理論において、primary repertoire は系統進化の過程で自然選択により遺伝学的に獲得されたものであり、同一種内で共通して実現される。これを土台として、個体発生の過程で個体ごとに異なる経験を通してシナプス結合が最適化され、ネットワークが選択され、secondary repertoire が獲得される。遺伝学的な機

序による系統進化と個体における生理学的な機序による発生という違いはあるものの、いずれも bottom-up な自己組織化が進化論的選択によって生じることが、Edelmanの理論の中核を構成している。

4. ヒト大脳皮質の機能配置

Hughlings Jackson や Edelman の理論は脊髄、大脳基底核、大脳皮質といった系統発生段階の異なる構造が階層的な構造を形成する意義を説明する。一方で、大脳皮質は発生的に古い不等皮質 (allocortex) を除くと、6層構造をもつ等皮質 (isocortex) が広がる、比較的均一な構造であるにも関わらず、特定の脳部位が特定の情報処理をする機能局在がみられる。その中でコアとなる皮質領野の位置は系統発生的に保持されている¹⁴⁾。

図2は系統樹において、すべての哺乳類で一次視覚野、一次聴覚野、一次体性感覚野などの皮質領野の相対的位置関係に相似性があることを示している。この系統樹を見ると、哺乳類の共通の祖先や、霊長類に共通する祖先の仮想的な皮質領野配置を想定できる。このことは、一次感覚野などのコアとなる領野の配置は遺伝的に規定され、アフリカトガリネズミからヒトに至るまでその基本配置は保たれており、進化の過程でこれらの領域に隣接し形成された連合野により知能が飛躍的に進化したことを物語っている。連合野はヒトの大脳皮質の約2/3を占めるが、感覚情報処理、多種の感覚入力統合、感覚と運動の統合、記憶、随意運動、情動、言語など高次の情報処理を担い、個体の生存や種の保存にかかわる行動を担う。例えば、ヒトにおいて言語情報は主に左大脳半球で処理され、視覚情報は腹側と背側の経路で分散処理される。これは、特定の情報処理が特定の情報ネットワークを通じて階層的に処理されることを示している。このような階層構造や分散構造を織り交ぜたネットワークの構築や皮質領域ごとの機能分化はどのようなメカニズムにより実現されるのだろうか。それを説明する原則として重要と考えられるものを以下に挙げ解説する。

【原則1】 中枢神経系の情報処理の目的は、個体の生存と種の繁栄の確率を最大化するために、環

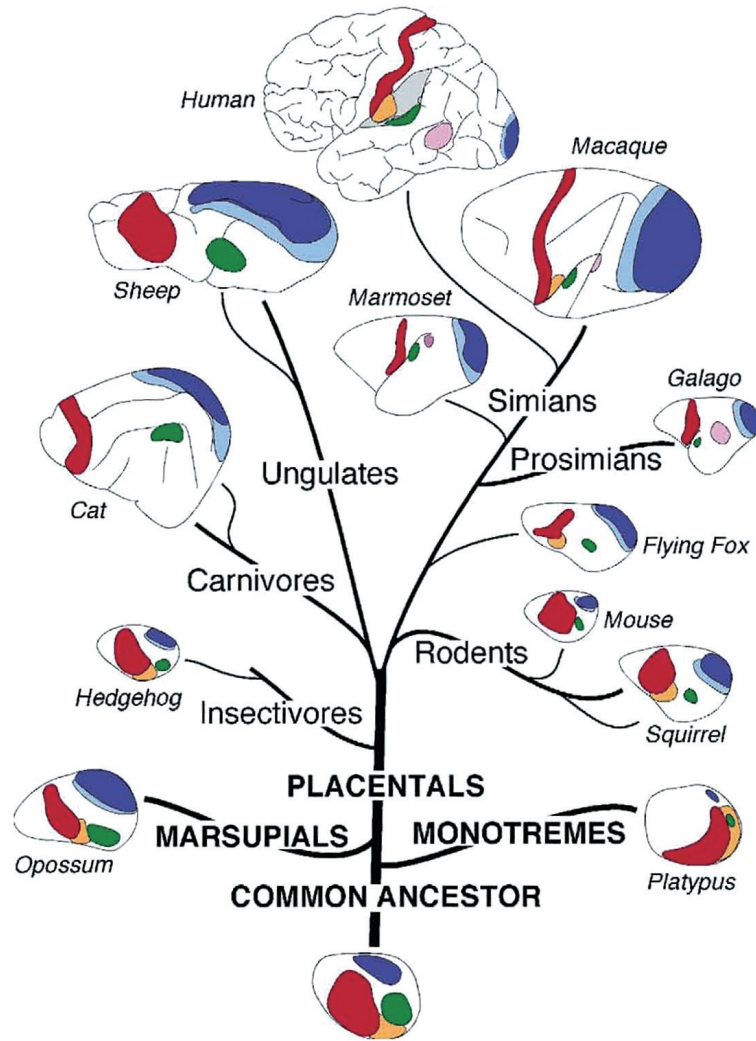


図2 大脳皮質の系統発生

哺乳類の大脳皮質の系統発生において保たれているいくつかの領野の大きさと位置を図示している。すべての種の間でこれらの領野の相対的な位置が保存されていることは、これらが共通の祖先の鋳型から派生することを示唆する。青：一次視覚野 (V1)，水色：二次視覚野 (V1)，緑：MT野，黄色：一次聴覚野 (A1)，赤：一次体性感覚野 (S1)，オレンジ：二次体性感覚野 (S2)。

(文献 14 より許可を得て転載)

境に応じて行動を変容させることであり、そのために神経回路は組織され、更新される。生物の進化に伴い、中枢神経は容積が増大し、効率的な基本回路網が形成される。また、学習を担う神経可塑性により、個体発生の過程で学習によりさらに回路が最適化される。(Neural Darwinism)

【原則 2】原則 1 の目的を達成するため、中枢神経では、受容する感覚入力から行動のための運動出力への目的指向性を持つ情報処理が行われる。ただし、この情報処理を実現する神経回路は一方方向性ではなく、双方向性の情報伝達やループ回路

などで構築される。(目的志向性)

【原則 3】連続した皮質領域内で一連の情報処理が行われ、中間的な情報産物が他領域に転送され、階層的に処理される。処理が同一皮質領域内で行われるか、他領域に転送されて継続処理されるかは、様々な要因(原則 4~7)により決定される。(階層処理性)

【原則 4】情報処理の時間精度は伝達距離が短いほど高く、長いほど低い。したがって、時間精度が要求される処理は局所で行われ、より時間精度の要求水準が低い情報表現に変換されて遠隔領域

に転送される。(時間精度原則)

【原則5】 領域間の情報転送は、軸索の維持や情報伝達に要するエネルギーの観点から、近距離では低コストであり、遠距離で高コストである。(距離原則)

【原則6】 高スループットの情報伝達には、より多くの線維束が必要となる。スループット要求の高い情報伝達を担う白質線維は強化され密になる。(スループット原則)

【原則7】 各脳領域は複数の他の脳領域から流入した情報を統合する。逆に一つの脳領域から異なる領域に情報が分岐して出力され分散的に処理される。情報の統合や分散が高い情報を生み出す場合、その経路の結合は強化され、自己組織的に分岐と統合の流れが形成される。(情報処理の分岐・統合原則)

「個体の生存と種の繁栄の確率を最大化することが大脳の情報処理の目的」(原則1)であることは神経系の情報処理能力の向上が進化論的自然選択によってもたらされたことを意味し、そこでは遺伝的要因に加えて、Hebbの学習則に基づくシナプス可塑性により実現される個体の経験に基づく学習能力が大きくかわる。この概念はEdelmanが提唱したneural Darwinismに他ならない。

脳の情報処理は大脳皮質の6層構造を基本としたコラム内で行われる局所処理と、大脳領域間・視床・大脳基底核・小脳・脳幹を結ぶ神経回路で行われるネットワーク処理に分かれる。局所での神経軸索投射や樹状突起配置の最適化と、マクロな情報処理のハブの配置の最適化という問題を神経系は解決して進化発達したと考えられる。大脳皮質の構造は比較的均質な6層構造であり、単位容積当たり可能な情報処理量は凡そ一定である。従って情報処理に要する皮質容積は情報処理の計算負荷により決定され、負荷の高い情報処理にはより多くの皮質容積が割り当てられる。コラム内での処理が大脳皮質の情報処理の最小単位であり、次の段階として局所皮質でのコラム間処理が行われる。コラムはどの皮質でも類似した構造をもつ汎用モジュールであり、特定の皮質領域内でどこまで処理を進めるか、他の領域に転送して処

理を継続するかは様々な条件により決定されるが、人工知能の深層学習のような階層的処理が大脳皮質においても実装されていると考えられる(原則3)。環境情報を処理して行動を決定し生存確率を挙げるという目的に従って、皮質間の情報処理には感覚入力から運動出力に向かう方向性がある(原則2)。失語症患者の病巣局在からわかるように、言語の意味理解は側頭葉のWernicke野で、言語の産生は前頭葉のBroca野で行われるが、これは後方皮質領域で統合した感覚情報を前方皮質へ送って運動出力につなげる例である。

感覚入力には視覚、聴覚、体性感覚、前庭情報、嗅覚の多次元の入力があり、さらに内臓感覚の入力がある。これらを統合して外的・内的状況を認識し行動を決定することが要求される。脳領域間の無作為な結合により情報処理が行われるモデルも考えられるが、実際には大脳皮質には系統的な情報の流れがある。その流れがどのように形成されるかについての仮説が原則3~7である。

神経系で処理される情報には時間的な情報の重要性に差異がある。例えば、発語においては、高い時間精度での喉頭・舌・顔面筋を含む複合的な運動プログラムが必要となる。このような高精度の時系列情報が神経系でどのように表象されているかは未解明であるが、運動前野腹側の損傷により出現する発語失行(apraxia of speech)は、時間精度要求の高い情報処理の破綻が表面化する例である。聴覚入力された言語情報についても、物理情報(phonetics)の段階では時間精度要求が高いため、左側頭葉内で音素—音韻変換が行われると考えられる。シンボルとしての音韻情報(phonemics)に変換された後は時間精度要求が低下するので、長連合線維である上縦束(superior longitudinal fasciculus)経由で前頭葉に転送されても情報ロスが少ないと考えられる。このように時間軸に情報が埋め込まれていて時間精度要求が高い場合は局所での処理が優先的に行われると考えられる(原則4)。時間精度要求が高い言語情報処理がもし両側半球に分散するならば、半球間の伝達遅延が無視できない影響を及ぼすために情報処理が困難になることが予想される。したがって、時間精度に高い要求があることが、言語

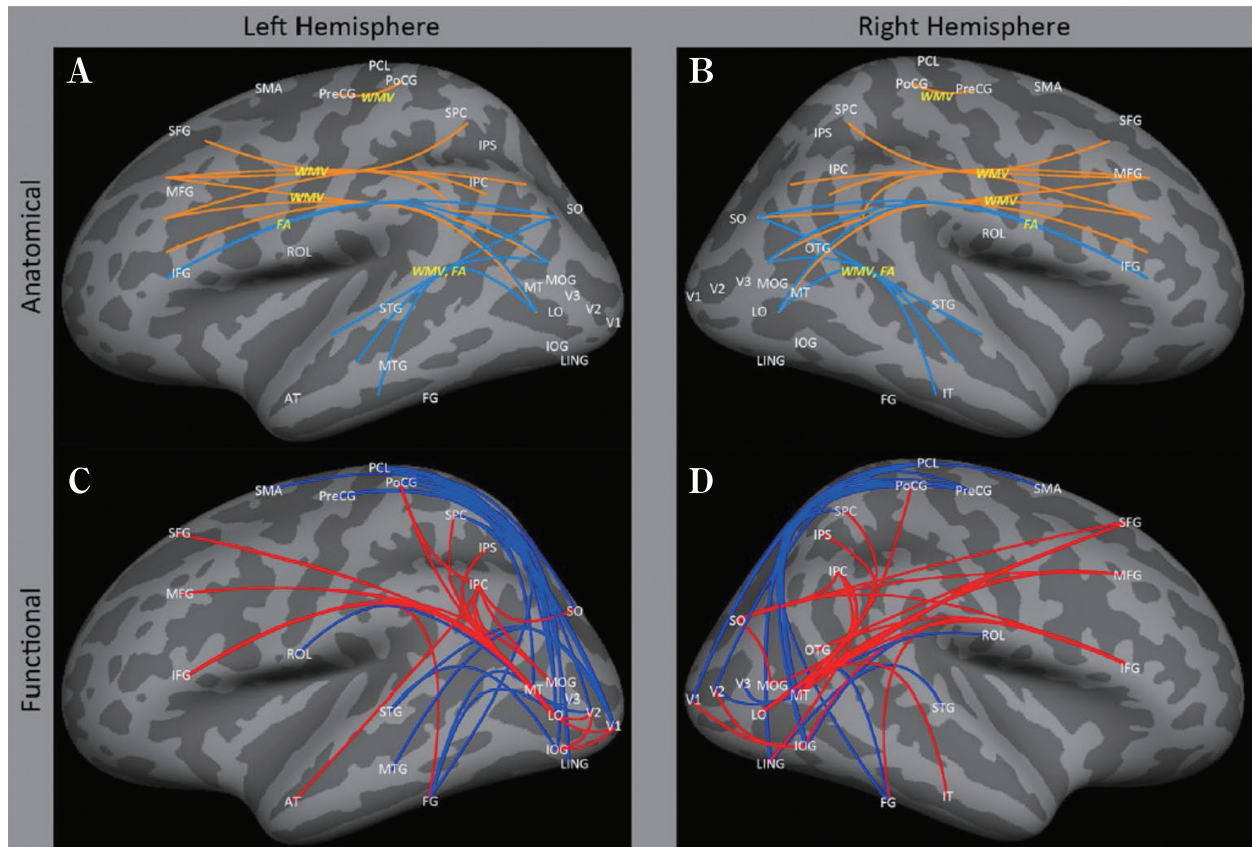


図3 幼少期から盲者の脳の領野間の解剖学的・機能的結合。

左は左半球，右は右半球の結合を表す。

A, B) diffusion tensor tractography または voxel-based morphometry 解析に基づく解剖学的結合において，健常者と比較して盲者で増加している結合はオレンジで，減少している結合は水色で示されている。WMV：白質容積の解析に基づく結合変化，FA：fractional anisotropy に基づく結合変化。

C, D) 安静時 fMRI 解析に基づく機能的結合の評価で，健常者と比較して盲者で増加している結合は赤で，減少している結合は青で示されている。AT, anterior temporal cortex；FG, fusiform gyrus；IFG, inferior frontal gyrus；IOG, inferior occipital gyrus；IPC, intraparietal cortex；IPS, intraparietal sulcus；LGN, lateral geniculate nucleus；LING, lingual gyrus；LO, lateral occipital area；MD, medial dorsal nucleus；MFG, middle frontal gyrus；MOG, middle occipital gyrus；MT, middle temporal area；MTG, middle temporal gyrus；PCL, paracentral lobule；PreCG, precentral gyrus；PoCG, postcentral gyrus；PR, perirhinal cortex；ROL, rolandic cortex；SFG, superior frontal gyrus；SMA, supplementary motor area；SO, superior occipital cortex；SPC, superior parietal cortex；STG, superior temporal gyrus；V1, Brodmann area 17；V2, Brodmann area 18；V3, Brodmann area 19；VL, ventral lateral nucleus。

(文献 17 より許可を得て転載)

機能側性化の理由の一つかもしれない。

距離の原則（原則 5）に基づく情報統合（原則 7）の例として，視覚情報と聴覚情報を統合するには視覚野と聴覚野の間に存在する連合野で処理するのが効率とコストの面から最適であると考えられる。実際に聴覚入力と視覚入力を統合することで成立する言語の表象（mental lexicon）は視覚関連の情報処理が行われる後頭葉視覚連合野と聴覚情報が入力される側頭葉聴覚連合野の間に位置する Wernicke 野を含む側頭葉後部に貯蔵されることが考えられる。

幼少期に全盲となった人の後頭葉視覚野においては，聴覚や触覚の刺激に対する反応だけでなく，記憶，注意，言語などの高次脳機能にかかわる反応がみられることが知られている^{15, 16)}。そして，皮質領域間の解剖学的・機能的結合にも変化がみられる（図 3）¹⁷⁾。これは，視覚入力の不在により，大脳皮質領域の機能的割り当てが大きく変化し，特に視覚領域に隣接する触覚・聴覚モダリティの高次の処理が割り当てられることを示唆しており，距離の原則（原則 5）を反映すると考えられる。

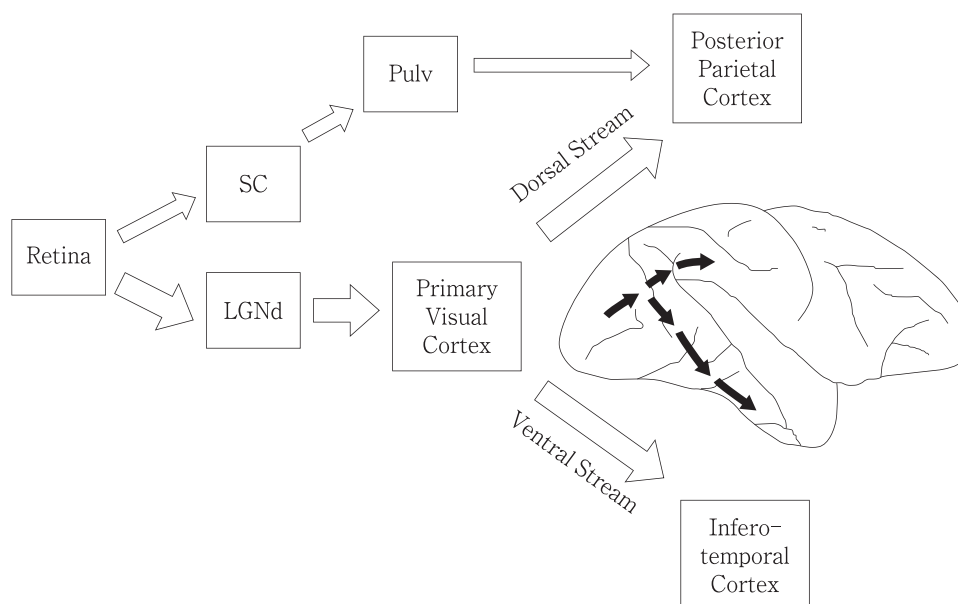


図4 視覚の二つの経路

右のマカクザルの脳の図は一次視覚野から後部頭頂葉へ至る背側経路および側頭葉下部へ至る腹側経路を示す。LGNd：外側膝状体背側部，Pulv：視床枕，SC：上丘。

(文献19より許可を得て転載)

一方、情報の分散処理の例として、視覚情報は運動・視空間性の情報を担う背側経路と物体の属性を担う腹側経路が挙げられる(図4)^{18, 19)}。背側経路では感覚入力から物体の位置など空間座標を抽出し、物体の方を見る、手を伸ばして把握するなど、運動を導く情報に変換して前頭葉に送ると考えられる。また、腹側経路では物体の特徴を抽出し、側頭葉前部に貯蔵された意味記憶との照合を行い、鉤状束を経由して前頭葉に至り行動に影響を与えられとされる。原則7に従い、空間情報と物体情報を切り分けることによる情報処理の効率の利点から、背側と腹側で分散処理する経路が形成されとされる。

情報を遠く離れた皮質領域に転送するには、長い軸索を維持するコストや、軸索長が増すほど信号伝播に時間を要するのみならず、情報伝達ロスにより信号の時間精度が損なわれる。もし皮質の機能局在が無作為に分布していて、情報の階層的処理が無作為な領域間を結ぶネットワークで形成されていたとすると(例えばWernicke野とBroca野が前頭葉と側頭葉に分離せず、更に左右半球に分散していたとすると)、ネットワークが合理的に配置されていた場合と比較して、余分な距離を伝播する分だけ情報の質が低下し、ネット

ワークを維持するエネルギーコストが増すであろう。

ネットワークの合理性を説明する体系であるグラフ理論は脳の情報処理をどのように集中・分散させるのが合理的であるかを数学的に説明することができる²⁰⁾。例えば鉄道の路線図や航空ネットワークは駅や空港を路線で結んだ図で示すことができる。グラフ理論では駅や空港にあたるものをnodeと呼び、路線はedgeと呼ぶ。例えば世界中の空港を結ぶ航空路線がもしランダムであったら無駄が多いであろう。実際には要所にハブ空港があり、ハブ空港間で大量の旅客を輸送できる長距離路線を設定し、ハブ空港と周辺の空港の間の短距離路線を結ぶようなデザインとなっている。何回の乗り換えで目的地に到着できるかをグラフ理論ではsmall-world性と呼ぶ。SNSで任意の二人は平均すると6次の隔たりでつながっていることがよくいわれるが、これもsmall world性の例である。神経回路網の構造にもグラフ理論を応用することができる²¹⁾。近年は安静時機能的MRIを基に得られた脳領域間の機能的結合のデータにグラフ理論を応用した研究が盛んにおこなわれている。皮質脳領域間をどのような密度の線維でどのように結合し、どのように情報処理を分

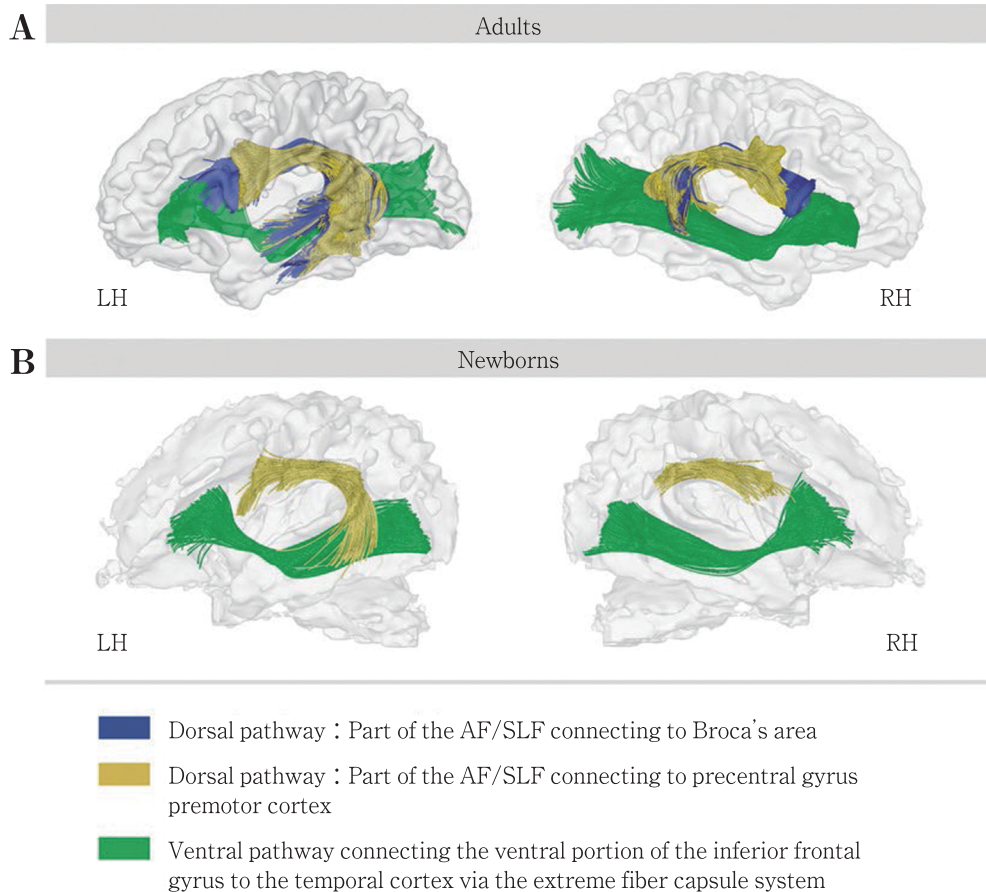


図5 新生児と成人の長連合線維の tractography による比較

Broca 野と中心前回・運動前野に seed を置いて tract を調べると、成人 (A) では側頭葉から弓状束 (AF) と上縦束 (SLF) を経て Broca 野へ至る経路 (青) と中心前回・運動前野へ至る経路 (黄色) の二つが存在する。新生児 (B) では中心前回・運動前野へ至る経路 (黄色) のみが存在する。下前頭回腹側と側頭葉を外包を経て結ぶ経路 (緑) は成人、新生児の両方で存在する。
(文献 22 より許可を得て転載)

散するのが効率的であるかの検証は、グラフ理論に原則 4～7 のような生物学的拘束条件を加えることにより可能かもしれない。

皮質領域間の情報転送は白質線維が担うが、白質線維は解剖学的に同側半球内を結ぶ連合線維と半球間を結ぶ交連線維に分かれる。連合線維には、隣接皮質間を結ぶ短い連合線維である皮質下 U fiber と遠隔皮質間を結ぶ長い連合線維がある。また、皮質間の結合には連合線維、交連線維による直接の結合の他に、視床・大脳基底核を経由する間接的な結合がある。長連合線維としては、前頭葉—側頭葉を結ぶ鉤状束、帯状回—内嗅皮質を結ぶ帯状束、前頭葉—後頭葉を結ぶ上縦束、後頭葉—側頭葉を結ぶ下縦束、下頭頂小葉—紡錘状回を結ぶ垂直束、後頭葉—前頭葉を結ぶ後

頭前頭束、海馬—乳頭体を結ぶ脳弓などがある。これらの長連合線維はそれが結ぶ皮質で処理される特異的な情報の転送をしていると考えられるが、それが個体の経験学習に応じて発達するのか、それとも遺伝的に規定されてあらかじめ存在する伝達経路がネットワークとして最適利用されるのかという疑問がある。この疑問に対する回答として、新生児と成人の長連合線維を diffusion tensor imaging (DTI) による tractography で比較した Perani らの画像研究がある²²⁾。Broca 野と中心前回・運動前野に seed を置いて tract を調べると、成人では側頭葉から弓状束と上縦束を経て Broca 野へ至る経路と中心前回・運動前野へ至る経路の二つが存在するが、新生児では中心前回・運動前野へ至る経路のみが存在する (図 5)。

また、DTIを用いて弓状束の系統発生を調べた研究によると、ヒトで発達している弓状束はチンパンジーやマカクザルではほとんど見られない²³⁾。したがって、長連合線維は遺伝的に規定されて系統発生的に進化した部分と、個体の経験により発達し線維束密度が向上する部分の両面があると考えられる。

これらの知見より、長連合線維は系統進化的な大脳皮質容量の増大に合わせて情報転送を効率化するために進化したと同時に、個体における学習により後天的に情報転送要求に基づいて強化される余地があると考えられる。原則6のスループット原則はこのような知見に基づいたものである。

5. 結 語

人間の脳は、遺伝的な基盤と環境要因により、解剖学および機能的な面において個体間で共通の基盤を有しつつも、遺伝的多様性と環境要因の個体差によって個性が形成されることが考えられる。この共通性と差異は、脳のハードウェアとしての構築を考える上で非常に重要であり、本稿では大脳皮質の組織化に影響を与える要因について考察した。これらの要因の一部は過去の研究に裏付けられているが、一部は理論的な推定に留まり、今後の検証を要する。

近年、急速な進歩を遂げている人工知能の基本的なアーキテクチャーは脳の情報処理構造をモデルにして設計されている。しかし、知性の汎用性やエネルギー効率などの面では、現状では人間の脳には及ばない。とはいえ、驚異的な能力を発揮し、今後も進化を遂げるであろう人工知能から、神経科学は多くの示唆を得ることができるだろう。逆に、本稿で述べた脳の組織化に関する原則の中には、人工知能に応用することで、その更なる進化をもたらす秘密が潜んでいる可能性がある。

参考文献

- 1) Spencer H. Principles of psychology. London : Longman, Brown, Green, and Longmans ; 1855
- 2) Spencer H. First principles. London : Williams and Norgate ; 1962
- 3) Hughlings Jackson J. Evolution and dissolution of the nervous system. Croonian Lectures delivered at the Royal College of Physicians, March 1884. Lancet 1884 ; 1 : 555-8, 649-52, 739-44
- 4) Edelman GM. Neural Darwinism. The theory of neural group selection. New York : Basic Books ; 1987
- 5) Edelman GM. Neural Darwinism. Selection and re-entrant signaling in higher brain function. Neuron 1993 ; 10 (2) : 115-25
- 6) Hebb DO. The organization of behavior : a neuropsychological theory. New York : John Wiley and Sons, Inc. ; 1949
- 7) Hubel DH, Wiesel TN. Effects of monocular deprivation in kittens. Naunyn Schmiedeberg's Arch Exp Pathol Pharmacol 1964 ; 248 : 492-7
- 8) Shatz CJ, Stryker MP. Ocular dominance in layer IV of the cat's visual cortex and the effects of monocular deprivation. J Physiol 1978 ; 81 : 267-83
- 9) Holtmaat A., Svoboda K. Experience-dependent structural synaptic plasticity in the mammalian brain. Nat Rev Neurosci 2009 ; 10 (9) : 647-58
- 10) Singer W. Development and plasticity of cortical processing architectures. Science 1995 ; 270 (5237) : 758-64
- 11) Buzsáki G, Draguhn A. Neuronal oscillations in cortical networks. Science 2004 ; 304 (5679) : 1926-9
- 12) Destexhe A, Sejnowski TJ. Interactions between membrane conductances underlying thalamocortical slow-wave oscillations. Physiol Rev 2003 ; 83 (4) : 1401-53
- 13) Steriade M. Impact of network activities on neuronal properties in corticothalamic systems. J Neurophysiol 2001 ; 86 (1) : 1-39
- 14) Krubitzer L, Kahn D. Nature versus nurture revisited : an old idea with a new twist. Prog Neurobiol 2003 ; 70 (1) : 33-52
- 15) Burton H, Snyder AZ, Diamond JB, Raichle ME. Adaptive changes in early and late blind : a fMRI study of verb generation to heard nouns. J Neurophysiol 2002 ; 88 (6) : 3359-71
- 16) Goldreich D, Kanics IM. Tactile acuity is enhanced in blindness. J Neurosci 2003 ; 23 (8) : 3439-45
- 17) Bock AS., Fine I. Anatomical and functional plasticity in early blind individuals and the mixture of experts architecture. Front Hum Neurosci 2014 ; 8 : 971. doi : 10.3389/fnhum.2014.00971
- 18) Ungerleider LG, Mishkin M. Two cortical systems. In : Goodale, MA. ; Ingle, DJ. ; Mansfield, RJW., editors. Analysis of visual behavior. Cambridge : MIT press ; 1982. p. 549-86
- 19) Milner AD, Goodale MA. The visual brain in action. Oxford University Press ; 1995
- 20) Watts DJ, Strogatz SH. Collective dynamics of

- 'small-world' networks. *Nature* 1998 ; 393 (6684) : 440-2
- 21) Sporns O. Graph theory methods : applications in brain networks. *Dialogues Clin Neurosci* 2018 ; 20 (2) : 111-21
- 22) Perani D, Saccuman MC, Scifo P, et al. Neural language networks at birth. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2011 ; 108 (38) : 16056-61
- 23) Rilling JK, Glasser MF, Preuss TM, et al. The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nat Neurosci* 2008 ; 11 (4) : 426-8
- (論文受付日：2023年10月6日)
(論文受理日：2024年1月6日)

Brain System Design from an Evolutionary Perspective

Shunsuke KOBAYASHI

Department of Neurology, Teikyo University

The central nervous system (CNS) is pivotal in advanced information processing, enabling adaptive behaviors in response to the environment. Evolutionary pressure has shaped the CNS, driving its development as a crucial survival tool. The theoretical framework explaining the anatomical structure and information processing algorithms of the CNS has been advanced from an evolutionary standpoint through the contributions of pioneers such as Hughlings Jackson and Edelman. This theory explains the intricate process of brain construction, wherein new structures are layered on ancestral foundations. Nevertheless, several aspects of how information processing circuits develop systematically within the relatively uniform cerebral cortex remain unclear. This paper briefly explains the key determinants shaping CNS circuit construction, encompassing concepts such as neural Darwinism, purpose-driven design, hierarchical processing, temporal precision, axonal distances, throughput capacity, and branching and integration of information processing. Understanding the architecture and computational algorithms of the human brain is crucial for comprehending the rapid evolution of artificial intelligence and predicting its future trajectory.

Key words : Theory of evolution, Neural Darwinism, Theory of Neural Group Selection, Graph Theory, Self-organization principles