

イラストレクチャー 認知神経科学
ー心理学と脳科学が解く こころの仕組みー
練習問題 解答・解説

第1章 こころの科学研究史

問 1. デカルトの動物精気説は実験によって反証することが可能である。どのような実験が考えられるか。

■解答例

1.1 節に「デカルトは神経管を通る動物精気を風や炎にたとえていた」とあり、中空のような神経管の中を動物精気が通るとしていたことから、デカルトが精気を気体のようなものと考えていたことが推定される。これを実証するためには、例えば水中で動物の神経を傷つけて、実際に気体のようなものが流れ出てくるのか確認してみればよい。この方法はイタリアのボレリ (Borelli) という学者が実際に 17 世紀後半におこなったもので、筋肉が収縮する際にも動物精気が働いているかどうかにも検証された。

問 2. 大脳局在説と大脳等能説にはそれぞれに利点と欠点がある。それを踏まえたうえで、どのように考えるのがよいか、論じなさい。

■解答例

局在説ではある機能の中枢を限られた部位に割り当てることができるが、機能の分類の仕方によっては（例えば「記憶」など）、損傷によっても障害の出ない場合の解釈が難しくなる。一方、大脳等能説はある種の機能が脳内で分散処理されていることをよく説明できるが、視覚や言語など特定の中枢を想定することが難しくなる。したがって、局在説に見られる中枢をモジュール化して分散処理と組み合わせ、階層構造をもつシステムとして考えるのがわかりやすい。

問 3. 神経系の機能を捉えようとする研究者にとって、隣接したニューロンが融合しているよりも、ニューロン同士の間隙があるほうが都合がよいのはなぜか。

■解答例

神経の一部に損傷や刺激などある操作を加えたとき、その効果がどのように伝わるのかを考えるにあたって、ニューロン同士の間隙（シナプス）があるほうが理解しやすいからである。ニューロン同士が融合してしまうと、ひとつの操作で（減衰を考慮しないかぎり）どこまでもその効果が伝わってしまうことになる。実際、神経伝導においてはデジタル的に（全か無かの法則にしたがって）効果が伝わるが、神経終末においては加重その他の理由によってアナログ的（強弱のある）効果として現われ、このことはニューロン同士の間隙を仮定しないことには理解しがたい。

第2章 神経細胞および神経回路網の構造と機能

問 1. 脳の白質と灰白質は何でできているか説明しなさい.

■解答例

白質は主としてニューロンの軸索とグリアで構成されており, 灰白質は主としてニューロンの細胞体とグリアで構成されている.

問 2. 軸索小丘から活動電位が軸索を伝導する際に細胞体側に向かって逆に伝導しない理由を説明しなさい.

■解答例

活動電位の発生に重要な役割を果たしている電位依存性 Na^+ チャネルは活性化するとすぐに不活性化し, その後一定時間活性化しない絶対不応期があるため.

問 3. 頻度の法則とは何か説明しなさい.

■解答例

ニューロンにおいて感覚強度などの情報が活動電位の発火頻度の高低によって表現されているということ.

第3章 認知神経科学研究法

問 1. 例えば、砂糖の味覚に反応する脳部位（反応）を調べたいとき、砂糖単体を繰り返して投与することは不便であるので砂糖水で投与し測定する。そして水だけ投与したときの信号変化を測定し、砂糖水で変化した分から差し引くと、砂糖だけを投与したときの信号変化が得られるであろう。これは、正しい推論か。

■解答例

一見正しい議論に思われるが、暗黙のうちに仮定されていることがある。それは砂糖水による反応は砂糖による反応と水だけによる反応を単純に足し合わせたものである、という仮定である。これがいつも成り立つとは限らない。砂糖と水が化学反応して砂糖とはまったく違うものになるかもしれない。そんなことが起こらないとしても、砂糖と水の 2 つが同時に投与されたときのみに活動する脳部位があるかもしれない。さらに、たとえ砂糖水による脳反応部位が砂糖の反応部位（A としよう）と水の反応部位（B としよう）からなっていたとしても、それらの部位の活動程度まで同じとは限らない。つまり砂糖だけによる反応のときは A が 50%活動、水だけのときは B が 70%活動するが、砂糖水のときは A が 20%、B が 10%活動するかもしれない。

このような暗黙の仮定は、人の思考にはいつも付きまとうので常に注意が必要である。

問 2. PET と fMRI について、それらの利点、弱点を比較しなさい。

■解答例

PET の利点：脳酸素消費量、ブドウ糖消費量、脳血流量、神経伝達機能（シナプス活性）が絶対値として測定できる。よって、個人差や病態の評価が可能である。金属や空気によるアーティファクトがないため、副鼻腔に近い脳部位からの信号も捕らえやすい。

PET の弱点：放射性同位体で標識された薬剤を作成するためにサイクロトロンが必要。放射性同位体の半減期が短いため、作成後直ちに使用しなければならない。放射性同位体の残存のため、反復測定に時間を要する。陽電子と電子が衝突するまでの距離（0.5～2mm）と偶発的な同時信号検出が避けられず、空間分解能の向上に原理的な限界がある。

fMRI の利点：静磁場や電磁波を用いるが、これらの人体への悪影響は特に知られていない。放射性同位体を使用しないので、反復検査にすぐれている。

fMRI の弱点：強力な静磁場を使用するので、金属（心臓ペースメーカーなど）が体内にあると撮像できない。BOLD 信号は血液量に依存するため、もともとこれが異なる脳部位間での比較をしにくい。またあくまでも相対的な変化を観測するので、PET のように脳血流量の絶対値を測定することができない。信号値の大きく異なるもの（空気など）が近くにあるとアーティファクトが生じるので、副鼻腔に近い側頭葉からの信号測定がむずかしい。

問 3. MEG と EEG について、それらの利点、弱点を比較しなさい。

■解答例

EEG の利点：測定機器が MEG より格段に安価。安静時のみならず行動中の測定も可能。事象関連電位の測定は長い歴史があり、反応波形の同定や年齢による変化など基礎データが多くある。脳深部からの遠隔電位の測定もできる。乳児にも応用可能。

EEG の弱点：頭皮上の電位分布が平坦化しやすい。左右脳半球に対称的に信号源があると、頭頂部にもっとも高い反応が観測され、2つの信号源を分離できない。

MEG の利点：電極を頭皮にとりつける必要がない。磁場は脳脊髄液や頭骨の影響を受けないので、平坦化しない。このため反応波形の分離に優れる。また、信号源解析が脳波より容易である。

MEG の弱点：測定機器が高価。液体ヘリウムを使用するため、維持費も高い。頭部を固定する必要があるため、脳波のように自由行動中の脳活動は測定できない。手足の運動は可能。センサーがヘルメット型に固定されているため、まれに頭部が大きい人は測定できない。また、乳幼児のように頭部が小さいと、センサーと脳との距離が大きくなり、信号強度が低下する。頭部を固定できない患者や落ち着きのない乳幼児の測定は不可能。

第4章 視 覚

問 1. 受容野とレチノトピーについて説明しなさい。

■解答例

視覚のニューロンは、視野の一部範囲に刺激が与えられた時にのみ反応する。この範囲のことを受容野という。また、皮質において近い場所の細胞同士はその受容野も近いという空間関係をもっており、視野あるいは網膜のマップを皮質に描くことが可能である。このように網膜の位置関係が LGN や皮質においても保存されていることをレチノトピーという。ただし、V1 野から視覚前野、さらに高次の視覚野へと処理が進むにつれ、ニューロンの受容野は大きくなり、レチノトピーの程度も低くなり、視野位置に依存しない反応も見られる。

問 2. 背側路と腹側路の概略について説明しなさい。

■解答例

LGN の大細胞系から V1 野へ投射した入力も多くは、V2 野から V3, MT, MST 野を含み、頭頂連合野へと至る背側路をなし、一方小細胞系の入力は V2, V4 野を経て、側頭連合野へと至る腹側路をなす。背側路は、主に運動や空間認知、行為にかかわる情報を処理することから“where”経路あるいは“how”経路とも呼ばれる。腹側路は、主に形態知覚や物体認識に関与し、“what”経路とも呼ばれる。

問 3. 誘導運動の神経メカニズムについて説明しなさい。

■解答例

MT 野の運動方向選択性ニューロンの多くは、受容野に選好運動方向の刺激を呈示した場合に比べて、受容野の周辺領域に同方向の運動刺激を呈示すると応答が低下し、一方受容野の外に反対方向の運動刺激を呈示すると応答が増強するものもある。このような相対運動を強調するような仕組みが、誘導運動の知覚をもたらしているかもしれない。とはいえ、これらの MT 野ニューロンは静止刺激が周辺の運動と反対方向に動いて見えるという誘導運動そのものの知覚に対応して活動するわけではない。また単一ニューロンの応答特性を錯視の生成と同一視してしまうのは過度の単純化である。

問 4. 両眼視差とは何か、また何のために利用できるか説明しなさい。

■解答例

両眼視差とは奥行き手がかりのひとつであり、左右眼の観測位置が水平軸上でずれたところにあるために対象の左右網膜像が水平軸上で互いにずれた場所に投影されることを指す。両眼固視点の奥行きに対して対象が近いか遠いかによって、両眼視差の量が定量的に変化するため、逆に両眼視差から奥行きを推定することができる。固視点に対する物体の

遠近関係や、2つの物体同士の遠近関係が相対的にわかる。ただし、両眼視差だけでは観察者から物体までの絶対的な距離は推定できず、輻輳などの他の奥行き手がかりに頼ることになる。

第5章 聴覚

問 1. ピッチの神経基盤を特定しようとする際、トノトピーを調べるだけでは不十分な理由を述べなさい。

■解答例

ミッシング・ファンダメンタル、反復リプル雑音などのように、スペクトルの全く異なる音響信号によって同一のピッチが知覚されうるが、トノトピーすなわち周波数の空間的配列だけでは、この事実を説明できないからである。

問 2. 両耳間時間差の情報は、聴覚系の比較的低次の段階で発火頻度の情報に変換される。これには情報処理上どのような利点があると考えられるか。

■解答例

両耳間時間差の情報は最大でも数百 μs 程度と極めて微細であり、発火タイミングの情報のまま何段階もシナプスを経て高次の段階に伝送した後で左右の時間差を検出しようとする、そこまでに加わった発火タイミングのゆらぎによって精度が低下してしまうおそれがある。一方、低次の段階で発火頻度の形に情報を変換しておけば、伝送の過程で発火タイミングのゆらぎが加わっても内容はその影響を受けないため、精度を保ったまま高次段階に伝送することができると考えられる。

問 3. 「聴覚情景分析は複数音源の混合信号を音源ごとに分解することである」という言明は、問題の性質を理解する上では有用だが、ヒトが実際に行っている情報処理としては必ずしも正しくないかもしれない。その理由を述べなさい。

■解答例

日常生活では、多数の音源からの信号が混合されていても、そのすべてを聴取しなければならないことはほとんどなく、たいていは、そのうちの 1 つか 2 つを聴取しさえすればよい。これは情報処理問題としては本質的に異なる。実際、人間は多数の音源の混合信号からすべての音源の信号を同時に聞き取るのは苦手であるが、特定の 1 つの信号だけを選択的に聞き取るのは得意である。

第6章 言語

問 1. 「言語使用の創造性」とは何か説明しなさい。

■解答例

人間は原理的に無限に新しい言語表現を生み出すことができ、その中から状況に適した表現を、外界からの刺激に縛られることなく自由意思に基づいて、使用することができること。

問 2. 文理解における左脳の下前頭回（IFG）の役割について説明しなさい。

■解答例

左下前頭回は統語処理や形態処理の課題で活発に活動する。また、この領域に損傷を負うと、語順を入れ替えた文の理解が困難になることがある。これらのことなどから、左下前頭回は文理解において文法処理に重要な役割を果たしているものと思われる。しかし、文理解の際の左下前頭回の賦活の少なくとも一部分は、文法処理そのものではなく、言語性作業記憶や語彙検索などの処理を反映したものである可能性が高い。この領域が文法処理そのものに関与しているかどうか、関与しているとすれば文法処理のどの側面にどのように関与しているのか、についてはまだ解明されているとはいえない。

問 3. 音声言語の理解を司る神経ネットワークと産出を司る神経ネットワークの共通点と相違点を述べなさい。

■解答例

音声言語の理解と産出は、6.8 節でみたような大きなレベルでは、基本的に共通した神経ネットワークに支えられている。ただし、情報の「入出力部分」である調音と知覚に関与する神経基盤は、理解と産出とで関与する度合いや役割が異なる。例えば、運動野や体性感覚野は音声言語の理解の際にも産出の際にも共通して活動するが、これらの領域に損傷を負うと理解よりも産出に重い障害が出ることが多い。一方、聴覚野の損傷は一般に産出よりも理解に与える影響が大きい。

第7章 注意と眼球運動

問 1. ある場所や対象に注意を向けるにはどのような方式があるか，説明しなさい。

■解答例

注意をある場所や物体に向けるためには，大きく分けて 2 つの方式があるといわれている．1 つは教示や知識に基づいて意図的に特定の場所や特徴を持つものに向ける，内発的な定位である．もう 1 つは視野内の顕著なものに非意図的・自動的に注意が向いてしまう，外発的な定位である．外発的な注意の定位のうち，不意に対象が出現するという事態は特殊で，内発的にそれらを見逃しように思っても見逃せず，注意を捕捉してしまうと考える研究者もいる．顕著な刺激によって注意捕捉が常に引き起こされるという立場と，顕著な刺激であっても，課題の構えに一致していなければ注意捕捉は起こらないという立場もあり，一致した見解は得られていない．この他に，意識できない記憶によって注意が誘導されるという現象（文脈手がかり）も報告されている．

問 2. 空間に基づく注意選択，物体に基づく注意選択を日常生活場面での例をあげながら説明しなさい。

■解答例

例えば，自動車を運転中，交差点で信号が青になるのを待っているとする．このとき，信号機の位置に注意を向けている状態では，空間に基づく注意選択をしているといえる．空間への注意は分割することも可能で，一度に数か所に対して注意を分配することもできる場合がある．信号待ちのときは青色に対しても注意の構えを向けている（青色という特徴に基づく注意選択）ため，赤色の停止信号の脇に出る青の矢印が点灯すると，それにつられてブレーキから足を離してしまいそうになる．そのとき，車内のフロントガラスの内側に小さな虫が飛んでいるのに気づくかもしれない．しかし，青信号を逃さないように信号を凝視しながら，かつ飛び回る虫に注意を維持しているとき，物体に基づく注意選択も同時に行っている．その虫に対していったん注意を向けた 300ms 程度後には，復帰抑制が起こっているかもしれない．

問 3. 注意の初期・後期選択についての論争は，課題の性質や負荷に応じて選択のはたらく水準が異なるという理論ではどのように整理されるか，説明しなさい。

■解答例

注意の初期選択理論では，刺激の物理的特徴に応じて，一連の情報処理の早い段階で情報の取捨選択が行われるという立場を取っていた．一方，後期選択理論では，すべての刺激が意味の水準まで処理され，反応出力の段階でどの刺激を選択するかが決まると考えていた．ラヴィ (Lavie) は追唱課題のように，一般に反応選択肢が多く，課題の負荷が高いものは初期選択，エリクセン (Eriksen) らの干渉課題のように，反応の選択肢が少なく，

負荷が低いものは後期選択になるという共通点を見だし、課題の性質や負荷によって選択の水準が異なると考えた。彼女の実験では、同時に呈示する刺激の数を減らせば負荷が減り、処理資源が余るため、他の刺激も意味の水準まで処理できるという後期選択の結果となった。一方、同時に呈示する刺激を増やすと、その中からターゲットを選択する必要があるため、処理資源が消費され、他の刺激はほとんど処理されないという初期選択に一致する結果にもなった。したがって、課題の負荷と処理資源を想定すれば、従来の一見相反する2つの立場を統一的に解釈できる。

問 4. 半側空間無視で無視される空間の座標はどのようなものか、考察しなさい。

■解答例

視覚入力には網膜中心座標で受容され、初期視覚野に伝えられる。大脳皮質の連合野ではさらに眼窩内における眼球位置の情報が加味されて頭部中心座標での表象となり、さらには頭部位置や前庭信号が加わることで体幹を中心とした表象となり、眼や首の向きによらない空間の認知や運動の計画が可能になると考えられている。しかし、半側空間無視で障害される「半側」は、必ずしも視野の半側でも、頭部に対しての半側でもない。あるときは自分の体の半側であるし、またあるときは対象となる「物体」の半側である。頭の中で描いたイメージを反転させると、イメージの中にある無視される部分も反対になることから、半側空間無視ではほぼ完全な空間イメージを脳内に再現することはできているが、それを認知し、行動や言葉によって表現しようとする際に情報の欠落が生じると考えられる。脳内に再現されたイメージを観察し、出力する際の視点において、半側が無視されるものと考えられる。

問 5. 注意によって、ニューロン活動がどのように変化すると考えられているか、説明しなさい。

■解答例

fMRI などを用いた機能画像研究や脳波を用いた研究などでは、多数のニューロン活動の総和に由来する生体信号を観察することしかできない。単一ニューロンのもつ情報が注意によってどう変化するのか、訓練したサルを用いた研究によって詳しく調べられている。例えばある位置に注意を向けると、そこにある物体の傾きや動きの方向を詳細に解析することができる。しかし、注意を向けられた場所に受容野をもつV4やMT野のニューロンは、視覚入力に対する応答を増大させるが、その刺激選択性は変化しないことが知られている。このように、注意を向けた場所や属性によって、ある特定のニューロン応答のゲインが変化するが、おのおののニューロンがもつ情報の精度そのものは変化しないと考えられている。多数のニューロンから感覚情報を読み出す際には、この増大した信号をもとに、詳細な解析が可能となる。

問 6. サッカーボール眼球運動の制御における大脳皮質、大脳基底核、脳幹、小脳、視床の役割を説明しなさい。

■解答例

大脳皮質には補足眼野、前頭眼野、LIP野といった少なくとも3つの眼球運動領野があり、いずれを電気刺激しても短潜時でサッカーボールが誘発される。大脳ではいつ、どこにサッカーボールを行うかという意味決定がなされ、その信号は直接、あるいは大脳基底核を介して間接的に中脳の上丘に送られる。大脳基底核を経由する経路は、運動によって得られる報酬の量などによって信号の強さが変化することが知られており、強化学習に関与すると考えられている。上丘にはサッカーボールの方向と振幅（ベクトル）を符号化した二次元のマップが存在し、その出力は脳幹に送られ、水平と垂直の成分に分解されて運動信号となる。また、小脳は上丘からの入力を受け取り、脳幹への側副経路を形成することで、上丘のマップと実際の運動出力の対応を微調整している（適応学習）。また、視床は小脳や大脳基底核、上丘などの信号を大脳皮質に伝え、眼球運動のモニターや自発運動のタイミング調節などに関与することが知られている。

第8章 体性感覚・運動

問 1. かつて、てんかんの治療の目的で側頭葉内側部の海馬全体を含む領域の切除が行われた。この治療を受けた患者が、鏡をみながら字を書く練習を始めたところ、技能は日々上達した。しかし、この患者は自分が毎日練習していることを全く覚えておらず、毎日主観的には「初めて」練習に取り組んでいた。この事例から何がわかるか。

■解答例

この事例は、海馬を切除しても鏡を見て字を書くという技能は向上するのに、練習したというエピソードは記憶できなくなることを示す。技能の向上には、小脳を含む神経回路が貢献したものと考えられる。海馬はエピソード記憶には必須だが、手続き記憶には必要ではない。

問 2. 筋肉の腱（または筋腹）にバイブレータを当て 100 Hz 程度の振動を加えると、筋に微小な伸張刺激が加わり、筋紡錘の Ia 群線維が興奮する。眼を閉じて肘関節を 90 度に屈曲し、肘を机上に載せた被験者の上腕三頭筋をバイブレータで刺激した。すると、肘関節は徐々に した。その動きを実験者が止めると、被験者は肘関節が徐々に していくように感じた。正しい組合せはどれか。

- ① A：屈曲 B：屈曲
- ② A：屈曲 B：伸展
- ③ A：伸展 B：屈曲
- ④ A：伸展 B：伸展

■解答例

正解③

筋紡錘からの信号が固有感覚の原因となることを示す実験の記述である。上腕三頭筋は伸筋であることに注意。Ia 群線維の興奮は伸張反射の経路を経て単シナプス性に上腕三頭筋を収縮、肘を伸展させる。この伸展を制止しても、Ia 群線維の興奮が続く。この Ia 群線維の興奮は大脳皮質に伝わり上腕三頭筋が伸展し続けている状態、すなわち肘関節の屈曲と解釈され、肘関節が屈曲し続けるという錯覚が生じる。

問 3. 次の図（書籍参照）はサルが「押す」(Push)、「引く」(Pull)、「回す」(Turn) の動作を 4 通りの順序で行った際に記録した大脳皮質の 1 個のニューロンの活動を示す。正しいのはどれか。2 つ選べ。

- ① 「押す、引く、回す」の開始前の順序に特異的な活動。
- ② 「押す」から「引く」の間の順序に特異的な活動。
- ③ 「押す」に同期した順序に依存しない活動。
- ④ M1 野のニューロンに典型的な活動。

- ⑤ 補足運動野のニューロンに典型的な活動.

■解答例

正解③④

これは M1 野のニューロンの典型的な活動例である. 運動の種類 (使う筋群) に応じた活動は M1 野 (ブロードマンの 4 野) のニューロンの特徴である.

問 4. 大脳基底核の脱抑制の経路を構成するニューロンが放出する神経伝達物質はどれか.

- ① グルタミン酸
- ② エンケファリン
- ③ ドーパミン
- ④ グリシン
- ⑤ GABA

■解答例

正解⑤

大脳基底核の新線条体は大脳皮質からの入力を受け淡蒼球内節や黒室網様部を抑制する. 淡蒼球内節は視床を, 黒室網様部は上丘や脚橋被蓋部を抑制しているので, 大脳皮質からの入力視床などの抑制を解除 (脱抑制) する. これらの抑制性ニューロンの神経伝達物質は GABA である. 脱抑制の結果, 視床が投射する大脳皮質の領域や, 上丘や脚橋被蓋部が投射する脳幹の神経核が活動して, 適切な行動の発現につながると考えられる.

第9章 学習・記憶

問 1. 扁桃体の記憶関連機能が損傷した場合の明日からの生活を具体的に想像して答えなさい。

■解答例

条件付け、動機付け、記憶の修飾、これら 3 つの面で変化が生じると考えられるが、ここでは記憶の修飾を例にとる。これまでの生活でよく記憶に残っていることはというと、嬉しかったり悲しかったりしたことに加えて印象的な舞台などがある。それらは今でも、俳優の声色や表情、手の動き、照明の具合まで事細かに思い浮かべることができる。しかし明日からは、嬉しかろうが悲しかろうが、感動しようがしまいが、記憶として残存するかどうかはすべてある一定の確率で決定されるであろう。大切と考えられるものは、試験のための暗記と同様、意図的に何度も思いかえしたりするなど、記憶に残すための努力が必要である。

問 2. 大脳基底核の記憶関連機能が損傷した場合の明日からの生活を具体的に想像して答えなさい。

■解答例

自動車の運転をするときは、意識して次の操作を常に思い出しつつ運転する必要がでてくる。アクセルやブレーキの踏み方、ハンドルの取り扱いなどすべて、道路状況や他の車の様子を見ながらよく考えて操作をしなければならない。しかし、いくら意識を集中してはいても、あれこれ思いだし考えている分だけ操作のタイミングは遅れがちになり、急ブレーキ、急ハンドルが多くなる。音楽を聴きながらとか、助手席の友人と話をしながら運転しないことはもちろん、もう一度、初心者マークを貼っておいたほうがよさそうである。

問 3. 質の高い宣言的記憶を獲得するための学習にはどのようなものが考えられるか、答えなさい。

■解答例

質が高いということ、未来を予測するために使用可能という意味で考える。9.3 節であつたように、一見、宣言的記憶のようでも、運用面においてフレキシビリティを欠く場合がある。これは程度の問題はあるにせよ、学習の仕方によっては、特に記憶に障害のない者でも起りうる。いわゆる棒暗記といわれるものがこれにあたる。こうした記憶は、学習したときと全く同一の文脈以外では想起することができないか、もしくは運用することができない。つまり、未知の問題への対処には役立たない。そこで、ある特定の文脈で記憶した内容は、異なる文脈の中で、すでに獲得済の他の記憶内容と組合せ、その結果、どのような事態が生じるかを具体的に推測する。学習時とは異なる文脈を自分で設定し、シミュレーションを行ってみることが質の高い宣言的記憶を獲得するために有効な学習方法

の1つと考えられる.

第 10 章 執行機能

問 1. 前頭葉症状について説明しなさい。

■解答例

前頭前野の損傷によって現れる症状のことを前頭葉症状と呼ぶ。一般に臨機応変な行動ができなくなるが、前頭前野の損傷部位により、それぞれ特徴的な症状を示す。前頭前野外側部の損傷では、違う問題に対しても同じ行動を繰り返す、あるいはゲームのルールの変更についていけなくなる「保続」と呼ばれる症状が見られる。前頭前野眼窩部や内側部の損傷では、目にした道具を使わずにはおれない強迫的使用行動や、結果を考慮しない衝動的な行動が現れる。また、眼窩部の損傷では行動の活動性が全般的に亢進される傾向があるのに対し、内側部や外側部の損傷では、逆に抑制される傾向がある。

問 2. バッデリーの作業記憶モデルについて説明しなさい。

■解答例

ある目標を達成するために、下位課題をいくつかこなした上で、その結果を使って行動を組織化していくために必要となる記憶システムが作業記憶である。バッデリーは、下位課題における視覚イメージを処理するための視空間スケッチパッド、経時的な音韻情報を処理するための音韻ループ、そしてそれらの下位コンポーネントに一時的に保持すべき情報を選択し、必要なときにはその情報を呼び出して目標達成のための計算をする上位コンポーネントとして中央執行系の 3 つのコンポーネントを想定した。

問 3. 情報選択における前頭前野外側部の役割について説明しなさい。

■解答例

前頭前野外側部は、能動的に注意を向けた位置や対象についての外界情報を選択的に取り込み、また、いくつかの選択肢の中から特定の行為オプションを能動的に選択することにより、行動を意識的かつ適切に制御することにかかわっている。

問 4. コンフリクトモニタリング仮説について説明しなさい。

■解答例

複数の行動オプションの葛藤を帯状皮質前部が検出し、それが伝えられた前頭前野外側部において認知制御の信号が生成されるとするコーエンらの仮説。このプロセスはネットワーク上の計算処理モデルとして実現される。葛藤の検出メカニズムを想定することにより、脳内の小人のような擬人的装置を持ち出さずとも、認知制御の原因を説明できるという利点がある。

問 5. 目標指向行動における前頭前野内側部の役割について説明しなさい。

■解答例

新しい環境では、習慣に従って、外界の認識から直ちに適切な行動を選択することは困難である。このようなとき、知覚した外界からまず目標を設定し、次にその目標を達成するために有効と思われる行動を選択するという 2 段階のプロセスを経る。このような目標指向的行動選択の 2 つのステップの両方の情報処理を担っているのが前頭前野内側部であり、目標指向行動において中心的な役割を果たしていると考えられる。

問 6. 前頭前野腹内側部損傷患者のアイオワギャンブル課題遂行中の行動的および生理的特徴について説明しなさい。

■解答例

アイオワギャンブル課題では、賞金のついた 4 つのカードの山（2 つの山のカードは、ハイリスク・ハイリターン、残りの 2 つの山のカードは、ローリスク・ローリターン）からカードを 1 枚ずつ引いていく。長期的にみると後者を選んだ方が有利となっているので、健常者であれば徐々に後者のカードを選ぶようになるが、前頭前野腹内側部の損傷患者は短期的な戦略を採り続け、ハイリスク・ハイリターンのカードを選び続ける結果、多くの賞金を獲得できない。また、健常者であれば、ハイリスクのカードを選ぶときには、緊張感の指標となる皮膚電気反応が高まるが、その反応も損傷患者は非常に小さい。

問 7. 前頭前野眼窩部の役割について説明しなさい。

■解答例

生理的欲求の基礎となる味覚や嗅覚を、他の感覚と連合することにより、外界の情報に基づいて生理的欲求を満たすための行動制御に基本的な役割を果たしている。また、さらに高次の連合によって、より人間的な高度な行動制御の基礎にもなっていると考えられる。

第 11 章 意識

問 1. 両眼視野闘争に関する実験結果やリベットによる「意識到達の神経活動条件」など、本章で紹介した様々な知見について意識の仮想現実メタファーを用いて考察しなさい。

■解答例

はじめにロゴセティスらの両眼視野闘争の実験結果について考えてみよう。意識の仮想現実メタファーの 1 つの課題は、それが脳のどのレベルで、どのような形で表現されているかというものだ。脳の階層的な視覚処理系において、いかなる領野が脳の仮想現実を実装し、いかなる領野がそれを裏で支える役割を果たしうるだろうか。

両眼視野闘争下のニューロン活動計測において、高次領野にいくに従って知覚交代に応じるニューロンの割合が連続的に増加する事実は、意識の仮想現実を仮定した場合に、その担い手が必ずしも単一領野におさまらないことを示唆している。

生成モデルによる脳の仮想現実を用いて説明するなら、予測低次表象と感覚入力由来の低次表象との間の予測誤差を得るには緻密な計算プロセスを要するため、2 つの表象が表裏一体となって同一の領野に存在すると考えるのが自然だ。図 11.8 において、知覚交代に応じるニューロンとそうでないニューロンが混在する領野に仮想現実の担い手を求めることができる。興味深いことに、V4, MT 野などには、むしろ刺激選択性を有する画像が知覚されていないときに発火率を上昇させるニューロンがかなりの割合でみられ、これを予測誤差と捉えることもできる。また、知覚交代に応じるニューロンの割合が、半分弱に抑えられている領野が複数存在することから、高空間解像度テキストチャ情報、色情報、動き情報などの異なる視覚特徴が、異なる領野にまたがって表現されているのかもしれない。この場合の意識体験の統一性は、それぞれの視覚特徴に対応した半透明セロハンを複数枚重ね合わせるかのように束ねられことによって実現していると考えることができる。脳損傷によって一部の視覚情報が失われる症状は（例：動き失認→11.3 節）、仮想現実を担う“セロハン”の一部が失われることによって生じるとも捉えられる。

一方で、ほぼすべてのニューロンが知覚交代に応じる IT の役割とは何だろうか。IT は、その情報表現の形式から、私たちが体験している視覚世界を担う可能性が低いと考える研究者は数多く存在する。その代表格であるジャッケンドフ（Jackendoff）は、IT のニューロンは、観察対象の位置や回転、観察者自身の観測位置などに対する不変性が高く（→4.8 節）、私たちが経験しているような視覚世界を表現するには、情報表現の抽象度が高すぎると主張する（Jackendoff, 1987）。生成モデルでいうところの、脳の仮想現実を生成するものとなる高次表象の役割を IT に求めることができる。

次に「意識到達の神経活動条件」について考えてみよう。ここで、意識体験の仮想現実メタファーは、私たちが寝ているときにみる夢を説明することが目標のひとつであるため、必然的に高次表象による「生成」を重視することになる。すなわち、感覚入力は一切存在

しない状況において、主観的視覚世界に物体が出現し、他人が言葉を話し、さらには物語性が存在するためには、高次の抽象表現のレベルの活動がその源となる必要がある。

再び生成モデルを用いて考察するなら、感覚入力を与えられた瞬間に発生するフィードフォワードスイープにおいては（→11.5 節）、差分をとる対象となる予測低次表象がまだ存在しないため、すべての情報がまるごと予測誤差として高次表象へと送られ、その初期状態を決定する。ただし、高次表象の初期状態による予測低次表象の初期状態は、予測誤差による「洗礼」を受けていないため、はなはだ不完全なものとなる。リベットの「意識到達の神経活動条件」は、逆行性結合と順行性結合を介した情報のやり取りによって、仮想現実が外界を正しく反映した状態へと収束するための時間と捉えることができる。

同様に、パスカル＝レオーネらの実験が示唆する逆行性結合の機能は「順光学シミュレーション」、レンジンクの「仮想表象」は「十分な感覚情報が存在しないために裏のとれていない高次表象」、「意識の時間的離散性」は「生成の更新の非連続性」などと解釈することが可能だ。

問 2. 本章冒頭に掲げた「ニューロン発火がときにはトランペットの音色となり、ときにはりんごの赤となるのは何故か」とのいわゆる「クオリア」問題に対して、ダイナミックコア仮説などを参考に、脳科学の観点から考察しなさい。

■解答例

ダイナミックコア仮説の生みの親であるエーデルマンとトノーニは、クオリア問題を次のように説明する。彼らは意識体験を実現する神経メカニズムの必要条件として「高度な特異性」を挙げ、無数に存在する脳の取りうる状態の中から、ある瞬間にはただ 1 つの状態が選択されていることを重視する（→11.2 節）。ここで現象的意識を持たない人工物との違いは何だろうか。例えばサーモスタットは、気温に応じて異なる「行動」をとることができる。しかし、同じ“暑さ”に接したときの状態は、ごく限られた状態の中の 1 つに過ぎない。この違いこそが意識体験を発生する脳と人工物の違いであると彼らは主張している（ただし、チャーマーズは情報には二面性があり、情報を表すシステムすべてに、多かれ少なかれ意識が宿るとの「汎心論」を唱えている）。そしてクオリアに関しては、視覚体験、聴覚体験、触覚体験などの主観的な「質」の違いは、ダイナミックコアのとりうる全状態空間において、同一モダリティの意識体験が近い距離にあるのに対して、異なるモダリティではそれが広がることに起因すると考えている。

上記をさらに進めて、ダイナミックコアの一種と捉えることも可能な生成モデルによる脳の仮想現実を用いて考察しよう。ここで、ダイナミックコア仮説が重視する意識体験の高度な特異性は、生成モデルが予測誤差を最小化するためのフィードバック構造を持つことから、ラインアトラクタの特性を有し、無数の連続的な状態へと収束可能なことによって実現されると考えることができる。

クオリア問題を生成モデルで考える上で、現象的意識における高次感覚系ニューロンの

発火の意味を，逆行性結合上の投射野（→11.1 節）に求めることがポイントとなる．視覚系なら順光学過程ならではの「3 次元性」，「局所的連続性」，「遮蔽等による非線形性」などの諸特徴，聴覚系なら「1 次元性」，「重ね合わせ性」などの諸特徴を忠実に再現する投射野を持つことになる．順光学シミュレーションの精度が，後天的な獲得とそれを可能にする脳の進化によって著しく上がり，主観世界の再現性が現実世界と見紛うほどのものであるために，かえってありがたみが感じられないのかもしれない．このような感覚モダリティごとに異なる投射野特性がクオリアと関係している可能性がある．依然「説明のギャップ」は大きく立ちただかるが，脳の感覚情報処理を，特徴判別器の積み重ねからなる受動的なシステムと仮定したときに味わう絶望感からしたら，幾分進歩しているように思える．

第12章 情 動

問 1. 情動は多様な反応を喚起する。どのような反応が含まれているか挙げよ。

■解答例

情動の反応には、顔面表情などの行動反応、自律神経系や内分泌系の活動といった生理反応、知覚を高めるといった認知反応が含まれる。

問 2. 以下の脳部位は情動においてどのような役割を果たすと考えられているか。

扁桃体（	）
側坐核（	）
視床下部・脳幹（	）
前頭眼窩野・前部帯状回（	）

■解答例

扁桃体（快と不快の評価を遂行する）

側坐核（快の評価を遂行する）

視床下部・脳幹（行動や身体反応を喚起する）

前頭眼窩野・前部帯状回（評価および制御にかかわる）

問 3. 古典的条件付けにおいて、扁桃体と前頭眼窩野はそれぞれどのような役割を果たしているか。

■解答例

扁桃体は、古典的条件付けの獲得にかかわる。

前頭眼窩野は、古典的条件付けによって学習した内容の変更や消去にかかわる。

第 13 章 発達・社会性

問 1. 乳児の研究でしばしば用いられる馴化脱馴化法とはどのような手法か。また、この手法を用いて調べられる乳児の認知の能力に関して、例を 1 つ挙げて説明しなさい。

■解答例

馴化脱馴化法とは、繰り返し呈示された同一刺激への定位反応が低下し、新規な刺激への定位反応が増加する性質を利用し刺激の弁別の有無を定量的に測定する方法のこと。例えば、視覚刺激の弁別を注視時間の変化によって測ることができる。

問 2. 「寝る子は育つ」ということわざがあるが、これを支持する仮説を述べなさい。

■解答例

生後数か月の乳児では、睡眠覚醒サイクルが次第に確立し、静睡眠の時間が増加する。こうした睡眠の制御は、脳機能の発達を反映していると考えられるので、よく寝る子は健全に発達しており、睡眠に異常があれば発達障害を伴うという可能性がある。

問 3. チンパンジーをはじめいくつかの動物種では鏡に映った自己鏡映像が自分だとわかることから、少なくとも身体の自己意識に関連する認知機能は備わっているらしい。他に、動物の社会的認知に関連する行動を挙げて説明しなさい。

■解答例

例えばチンパンジーは、自己鏡映像の認知や他者の視線の追従などのほか、仲間の悲しんでいるのをみて慰め行動を起こしたり、気前よく食物を分配してくれた他個体には自分からも同じように気前よく分配するという互惠的利他行動をする。サルは社会的階層の厳密な集団生活を営むが、他個体の視線が自己に向くか否かに敏感に反応する。このように自己・他者の区別、共感、共同注意、エピソード的な記憶の表象などが動物に備わっていることは多数の行動科学研究から得られている。多くの社会的機能がヒトにおいて言語を介在するからといって、言語機能をもたない動物にそれらの社会的機能がないとただちにはいえず、巧みな非言語的検査法によって、動物にどのような社会的認知が備わっているかが今後さらに解明されるべきである。

第 14 章 計算神経科学

問 1. マーの 3 レベル（計算理論・アルゴリズム・ハードウェア）について、具体的な例を用いて説明しなさい。

■解答例

腕の到達運動を考えよう。計算理論では、腕の運動の入力と出力はなにか、入出力の間における計算の目的・目標はなにであり、なぜそれが適切であるのかを問う水準である。腕の運動において、視覚から目標をとらえ、筋肉に指令を出し、正確に指先を到達させる。このとき、速く到達すること、エネルギーを最小にすること、何度やっても失敗する回数なるべく減らすようにすること、などさまざまな目標が考えられる。私たちの腕の到達運動は、どのような時にどのような目標を達成しようとしているのかを問うことに相当する。第 2 のアルゴリズムのレベルでは、ある目標を達成する具体的な計算手段や内部にもつ中間表現として適切なものは何であるか考える水準である。速度、加速度、力のなめらかさ等を求めるために、計算理論から導かれる最適化条件のみならず、筋肉に指令をだすときのハードウェアからの制約なども考慮にいれた最適化アルゴリズムにはどのような方法があり得るか、またその方法を使っているのかどうかを検証するために入出力間の関係性を、腕の到達運動中に自由に外力をあたえることができるマニピュランダムなどを用いて研究することが行われている。第 3 のハードウェアのレベルでは腕の運動を実現している具体的な神経や筋肉の構造や物質・情報の交換の機構を研究するレベルに相当する。到達運動中の運動皮質や小脳、中脳、脊髄、の情報伝達の解剖学、電気生理学、筋肉に指令を送る際のシナプス伝達機構などがあげられる。

問 2. 認知神経科学における計算論的アプローチによる理解の意義についてまとめなさい。

■解答例

脳が対面している問題の側面を明確に定義できる計算論的なフレームワークを考えることによって、アルゴリズムのレベルにおいて作業仮説の可能性を豊富に提供することができる。また、行動実験などで得られるデータの解釈としての現象論的モデルとしてのアルゴリズム理解だけでなく、その適切性を他のレベルからの制約によって議論することができる。また、3つのレベルを意識することによって、ハードウェアの研究とアルゴリズムのレベルでの研究で明らかにできることの限界と、相互の制約条件についての理解によって多様な脳神経科学分野における研究の統合的な理解の枠組みを提供できる。

問 3. 神経活動を認知や行動についての情報を表現するコード（符号）と見なすことの意義についてまとめなさい。

■解答例

神経活動をコードと見なすことにより、情報理論における冗長性という観点から神経情

報表現の効率性を評価でき、進化や発生の過程で脳がなぜ特定の情報表現を採用するようになったかを議論できる。また、主観的な心の状態を、神経活動がコーディングする内容とみなすことで、哲学的議論を避けながら心と脳の関係について幅広く分析することができる。

問 4. 将来、ブレイン・マシン・インタフェースやマインド・リーディング技術が発展し、現実社会で応用されるようになると仮定し、そのときに生じる便益と社会的、倫理的問題について考察しなさい。

■解答例

これらの技術は、身体障害者の運動機能代行やコミュニケーションの補助手段として用いることができ、障害者が健常者と同じように社会生活を送るノーマライゼーションの実現に寄与する。健常者が日常生活で利用できる軽便な装置が開発されれば、考えただけで文字がコンピュータに入力されるインタフェースなど、脳から直接、多様な情報を大量に読み出して、情報通信に活用することができる。その一方で、本人の意思に反して内的な情報が読み出されることによるプライバシー侵害や、本人の意識に上らない無意識の情報が出力された場合の「責任」の所在の問題などについて議論する必要があるだろう。また、脳と外界が、身体を介さず直接インターアクションすることにより、脳が可塑的な変化を示す可能性があるため、他の脳機能への影響を調べながら応用を進めることが重要となる。