

小脳の言語機能

さんのりゅうた
金野 竜太 昭和大学藤が丘病院脳神経内科講師

さかいくによし
酒井 邦嘉 東京大学大学院総合文化研究科相関基礎科学系教授

はじめに

古典的には小脳は運動機能の制御に関与する中枢であり、言語機能に関しては大脳皮質に関する研究が多い。しかし、小脳が言語などの認知機能に関わることは、1990年代の初めから

認知神経科学のトピックスの一つとなっている¹⁾。また、脳病変による認知機能障害(cerebellar cognitive affective syndrome: CCAS)に失文法などの言語機能障害が含まれることが以前より知られていた²⁾。さらに、機能画像研究により、言語活動に伴い小脳の脳活動が高まることが報告されるようになった³⁾。本稿では小脳と言語機能の関係について、まず、内部モデルとの関連性を中心に紹介し、次にわれわれの知見を含めて概観する。

小脳の内部モデルと発話

小脳の働きを考えるうえで重要なのは、小脳皮質の細胞構築学的構造と神経回路網が基本的に一様であることである。その汎用性に注目すれば、小脳の果たす役割が運動機能だけではなく、思考や言語機能に対しても同様に作用すると推測される^{1,4)}。

運動野が指令信号を四肢の筋骨格系に送って手足を動かす際、その指令信号が小脳にも送られる。運動野は手足の動きを視覚などの感覚系による外部フィードバックを受けるだけではなく、小脳の内部に形成された手足のダイナミクスモデルによる内部フィードバックも受ける。内部フィードバックが完成すると、小脳を通る内部フィードバックによって予測し、外部フィードバックなしでも正確な運動が可能になる。このように、外部世界の仕組みを脳の内部でシミュレーションする神経機構を内部モデルという。

発話も内部モデルによる同様の解釈が可能である(図1A)。聴覚野、ブローカ野、ウェルニッケ野が発話の指令信号を構音筋系に伝え、それと同時に指令信号が小脳にも送られる。実際の発話が外部フィードバックとなるだけではなく、小脳の内部にも発話器官のダイナミクスモデルが形成され内部フィードバックを行う。内部モデルが完成すると、外部フィードバックなしでも正確な発話が可能となり、円滑な発話に寄与する。

小脳の内部モデルと思考

小脳の内部モデルは、単語や文法による言語機能に加えて、思考モデルなど、運動を伴わない機能にも適用可能である(図1B)⁴⁾。前頭領域が側頭頭頂領域に意識的に指令を送り、言語や思考などが行われる。このループが繰り返されると思考における内部モデルが小脳に形成される。前頭領域は内部フィードバックを利用し、外部フィードバックがなくとも正確な思考を行うことが可能になると考えられる。

大脳と小脳は常にループを作るのではなく、並列につながる場合もありうる。運動制御について、大脳が外部フィードバックにより運動を制御する仕組み(順ダイナミクスモデル)と、小脳が運動野に代わって運動を制御する仕組み(逆ダイナミク

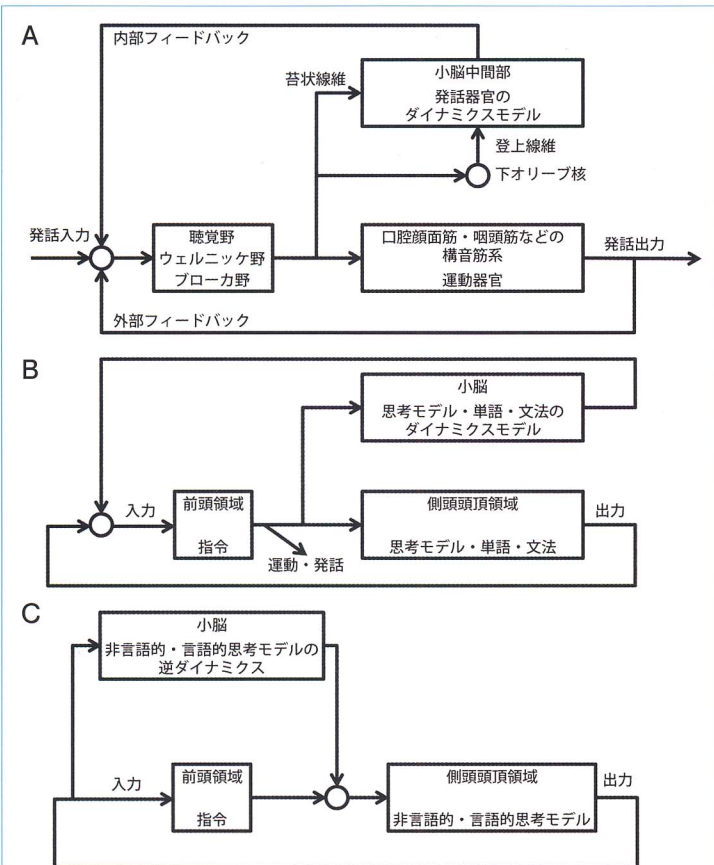


図1 運動制御との類推による小脳を介した制御モデル

A) 発話の動的モデル制御。聴覚野や言語野からの発話指令信号が苔状線維を介して小脳にも送られる。小脳では、下オリブ核からの登上線維を介した修飾も受け、小脳の中間部に形成されたダイナミクスモデルを通して聴覚野や言語野に内部フィードバックを行う。そのため、実際の発話を外部フィードバックで確かめなくとも正確な発話ができる。B) コピーのある思考モデルの制御。発話モデルにおける聴覚野や言語野を前頭領域(主に前頭前野)に、運動器官を側頭頭頂領域に置き換えている。前頭領域には側頭頭頂領域からの外部フィードバックだけではなく、小脳にコピーされた思考モデルからの内部フィードバックも働くと考えられる。C) 逆ダイナミクスによる思考モデルの制御。前頭領域と小脳が並列に並ぶことで、前頭領域を介さない、無意識下の思考プロセスが可能となる。(Ito⁴⁾より改変)

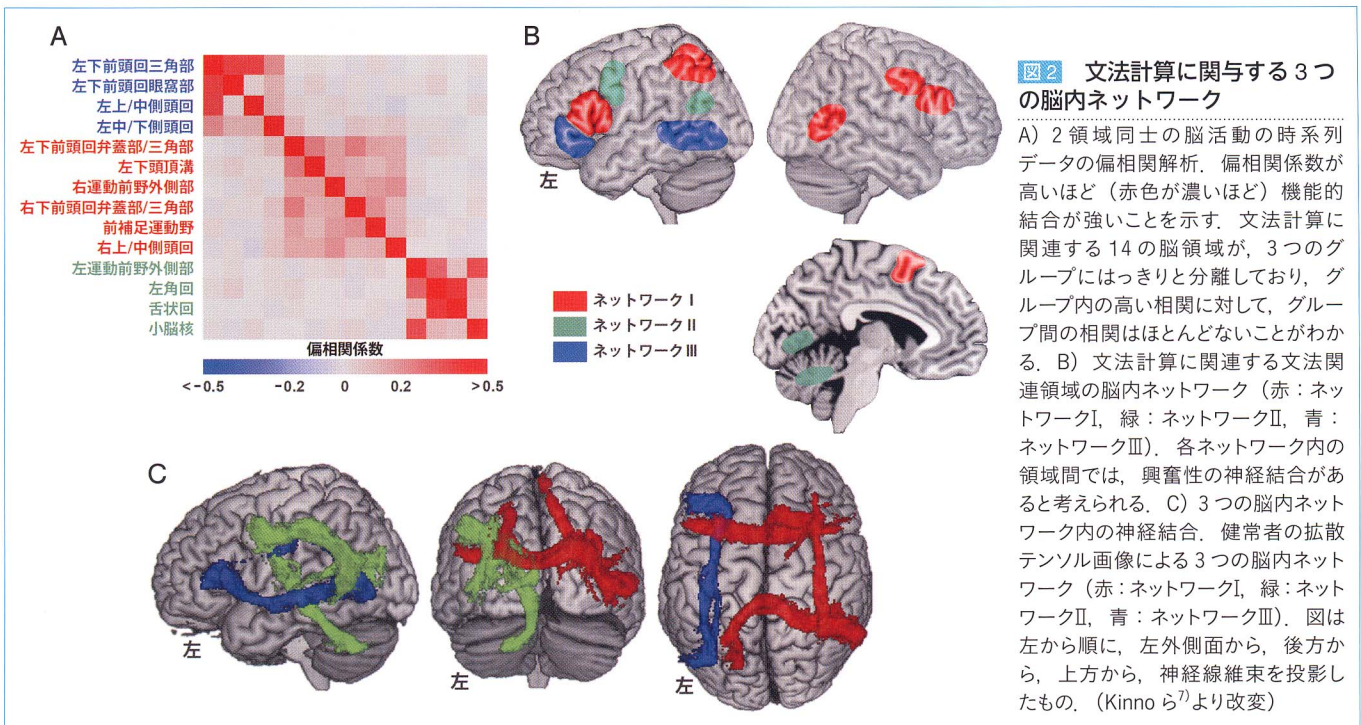


図2 文法計算に関与する3つの脳内ネットワーク

A) 2領域同士の脳活動の時系列データの偏相関解析。偏相関係数が高いほど(赤色が濃いほど)機能的結合が強いことを示す。文法計算に関連する14の脳領域が、3つのグループにはっきりと分離しており、グループ内の高い相関に対して、グループ間の相関はほとんどないことがわかる。B) 文法計算に関連する文法関連領域の脳内ネットワーク(赤:ネットワークI, 緑:ネットワークII, 青:ネットワークIII)。各ネットワーク内の領域間では、興奮性の神経結合があると考えられる。C) 3つの脳内ネットワーク内の神経結合。健康者の拡散テンソル画像による3つの脳内ネットワーク(赤:ネットワークI, 緑:ネットワークII, 青:ネットワークIII)。図は左から順に、左外側面から、後方から、上方から、神経線維束を投影したもの。(Kinnoら⁷⁾より改変)

スモデル)が組み合わさっていると考えられている⁵⁾。前者が働いているうちに小脳の内部モデルができて、これが運動指令を計算して正確に制御する。この場合、小脳の内部モデルは手足の動特性の逆関数になるので、逆モデルと呼ばれる。これら2種類のモデルが共存していて互いに補い合っていると想定されている。このモデルを非言語的あるいは言語的思考モデルに適用すると(図1C)、最初は前頭領域が意識的に側頭頭頂領域に働きかけて思考モデルが作られる。これを繰り返すうちに、小脳を介した内部モデルが形成され、前頭領域を介さず側頭頭頂領域に信号を送ることができるようになる。この小脳と前頭領域が並列に並んだモデルにおいて内部モデルが形成されると、前頭領域からの命令を必要としない思考、すなわち、無意識下の思考モデルの形成も可能となる。

言語は、音韻、意味、統辞の3要素によって特徴づけられる。これまでの研究により、音韻処理や意味処理の脳内ネットワークにおいては側頭頭頂領域が中心であるのに対し⁶⁾、文法計算のネットワークに関しては前頭領域が中心であることが知られている⁷⁾。このことを本モデル(図1B, C)に加える必要があるが、小脳の内部モデルを思考という運動以外のメカニズムに適用したその先見性は見事というしかない。

文法計算の神経機構と小脳

われわれのチームは、神経膠腫を有する患者と健康者の脳活動を比較検討した研究において、小脳核を含む14の脳領域が文法計算に関与することを報告した⁷⁾。そして、健康者を対象にfMRIを用いて文法課題遂行時の機能的結合(図2A)を調べることによって、14の脳領域は3つの脳内ネットワークを形成することを明らかにした(図2B)。また、拡散テンソル画像により、

これらのネットワークを担う解剖学的な線維束をすべて同定した(図2C)。この脳内ネットワークにおいて、小脳核は左運動前野外側部などと共に脳内のネットワークIIを形成する。

この文法計算の脳内ネットワークを内部モデルで解釈すると、左下前頭回が側頭頭頂領域や右半球の脳領域などに3つのネットワークを介して作用し、文法計算に関連した処理が行われる。このループが繰り返されると文法計算の逆ダイナミクスが小脳に形成され、無意識下での文法計算に関連した処理が行われるようになる。その内部モデルの信号の入出力に左運動前野外側部が関与することで、無意識下の文法計算を正確かつ円滑に左下前頭回を中心としたネットワークが担うというモデルを提案したい。

むすび

小脳と言語に関する研究は着実に進展しつつある。これからは、文法計算などの言語機能の脳内処理メカニズムがどの程度、小脳の内部モデルで説明可能であるかを検証することが、今後の課題といえよう。

文献

- 1) Ito M. Nat Rev Neurosci. 2008; 9: 304-13.
- 2) Mariën P, et al. Cerebellum. 2014; 13: 386-410.
- 3) Petersen SE, et al. J Cogn Neurosci. 1989; 1: 153-70.
- 4) Ito M. Neural control of cognition and language. In: Marantz A, Miyashita Y, O'Neil W, editors. Image, language, and brain. Cambridge, MA: MIT Press; 2001. p.149-62.
- 5) Kawato M, et al. Biol Cybern. 1987; 57: 169-85.
- 6) Friederici AD. Physiol Rev. 2011; 91: 1357-92.
- 7) Kinno R, et al. Brain. 2014; 137: 1193-212.