

立って歩く動作と脳のはたらき

森 茂美

総合研究大学院大学名誉教授／岡崎国立共同研究機構生理学研究所名誉教授

ルーブル美術館には、ヒトをモチーフにしたミケランジェロによる彫刻が、数多く展示されている。ミケランジェロは彫刻に「入神の技」を示したといわれるが、作品に刻まれたヒトの頭や身体、手足は、均整のとれた実に美しい姿かたちをしている。手足の動きを美しく操り、ヒトにヒトたる姿と形を作り出しているのは、私たちの脳である。脳の巧みな機能を「立って歩く動作」から考えてみる。

ヒトの成長と立って歩く動作

ヒトの美しい姿かたちは日本近現代の絵画でも取り上げられ、日本画、油彩画、版画には、立ち歩く姿が数多く描かれている。1998年2月、愛知県刈谷市美術館で「人とヒト展」が開催され、70点の絵画作品が展示された。その中で私が特に興味をもった絵に、杉山寧画伯による「翠蔭」と、和田英作画伯による「おうな」がある(図①)。「翠蔭」では、緑あふれる自然の中、水車小屋の前で真っ黒に日焼けした子供たちが無邪気に水遊びをしているようすが描かれている。女の子は立ち上がり、手を伸ばして水しぶきの中を歩いている。

一方の「おうな」では、夕暮れ迫る海辺の道を、老女が腰に手をあて傘を杖にして歩いている。これらの作品からわかるように、立って歩く動作は誕生から成長を経て、老化によって死を迎えるまで、一貫して私たちの日常と切り離すことができないものである。

立って歩く動作が脳のどのようなはたらきによるものかという疑問は、古くから存在していた。人間の動作は、本能的なもの、判断を要する高次のものに分けることができる。前者では脳の「情動脳(emotive brain)」とよばれる領域が、後者では「認識脳(cognitive brain)」とよばれる領域が、それぞれ重要な役割を果たしている。①Aに描かれた女の子は、情

動脳をはたらかせて水遊びを楽しんでいる。一方の①Bの老女は、情動脳に加えて認識脳をはたらかせ、昔の記憶をゆっくり思い起こしながら歩いているように見受けられる。

ヒトの幼児は、誕生からほぼ1年で立ち上がり、歩き始める。2歳になると自由に歩きまわる。さまざまな研究によって、幼児の手足の動きが身体の頭側から足側に向かって発達すること、その動きをコントロールする中枢神経系の発達は遺伝的にプレプログラム(genetically preprogrammed)された順番(シーケンス)に従っていることがわかっている。

7歳になると、子供の脳はほぼ成人の脳の大きさにまで成長する。それにしたがって、筋肉や関節など身体の内部にある感覚受容器が、手足の動きに伴う内界情報を絶えまなく脳にフィードバックするようになる。外界情報に加えて内界情報を得た脳は、歩いている時の記憶を強化し、目をつぶっていても歩けるようになる。こうした歩行運動は筋骨格系の発達を促し、さらなる脳の発達を促進させる。やがて、障害物に出会っても瞬時にそれらを予測して避け(予測制御)、たとえ転んでも上手に起き上がって歩き続ける巧みな能力、すなわち「歩行運動を適応制御する能力」を身につけるようになる。

脳の基本構造と神経ネットワーク

私たちの脳は、爬虫類から哺乳類に進

化する過程で獲得してきた「爬虫類脳」、「原始哺乳類脳」、「新哺乳類脳」とよばれる3つの部位が下から上へと積み重ねられた構造をしている。一番下の爬虫類脳は、脊髄につながっている。爬虫類脳の最高中枢は脳幹に、原始哺乳類脳と新哺乳類脳の最高中枢は古皮質とよばれる大脳辺縁系および大脳の新皮質にある。3つの部位をすべてもつヒトでは、大脳の新皮質の中で連合野とよばれる領域が特に発達している。こうした脳の最高中枢の変遷は、系統発生的な進化の過程において、脳幹の上に古皮質が発達し、さらにその上に新しい新皮質が階層的に発達してきたことを示唆している。

これらの脳幹や古皮質、新皮質の間には、相互に密接な機能的つながりがある。このつながりは、神経細胞(ニューロン)をシナプス接続する神経回路(ネットワーク)によってつくられている。脳とそれにつながる脊髄のニューロンには、感覚信号を受容する「感覚ニューロン群」、「感覚信号を運動信号に変換するニューロン群」、そして運動発動信号を脊髄などの下位機構や骨格筋に伝える「運動ニューロン群」などがある。ヒトや動物では、多彩な行動を作り出すために機能の異なるニューロン群が並列的に発達し、それらの間で複雑かつ精緻な神経ネットワークがつけられている。

また、ヒトや動物では大脳新皮質の発達程度に比例して、小脳も大きく成長・



① 女の子と老女の歩く姿を描いた絵画

A (左) 女の子 (杉山寧作「翠蔭」より。目黒雅叙園所蔵)

B (右) 老女 (和田英作「おうな」より。東京国立近代美術館所蔵)

A、Bとも刈谷市美術館「人とヒト展」図録より一部転載

発達している(図②)。小脳の内部、小脳と大脳、小脳と脳幹の間においても、それぞれに複雑で精緻な神経ネットワークが多重に形成されている。例えば、随意運動の制御に重要な役割を果たす皮質脊髄路は大脳皮質の運動野から始まるが、この運動下行路の中を運動野ニューロンから全長1.0mにも及ぶ軸索が脊髄に向かって下行している。そして軸索の終末線維は手足の動きを制御する脊髄運動ニューロンと興奮性のシナプス接続している。大脳運動野ニューロンが活動すると脊髄運動ニューロンも活動を始め、その支配下にある手足の筋肉(骨格筋)が収縮して運動を開始することになる。

哺乳類の歩行動作

スムーズな歩行運動を作り出すのは容易なことではない。頭部や左右の手足といった各々の運動分節を時間的かつ空間的に協調させ、さらに姿勢筋を使って重力に拮抗する力を生み出してはじめて可能となる。ワニなどの爬虫類の場合、最高中枢である脳幹が左右の前肢・後肢を動かす脊髄の基本的な歩行プログラムをはたかせることで、紋切り型の四足歩行を可能にする。しかしより進化した原始哺乳類では、歩行中枢の一部が、脳幹よりも高位にある小脳や大脳側に移動している。その結果、原始哺乳類では歩行様式のレパートリーが広がり、動きがより多彩になっている。

このことは、大脳辺縁系が脳幹の歩行中枢や脊髄にある歩行プログラムの機能を拡充し、より多様な歩行目的に対応できるようにしていることを示している。それは、新しい哺乳類でより顕著である。新哺乳類の大脳新皮質の3分の2を占める連合野は、内界および外界からほぼ全ての感覚情報を受容して統合するだけでなく、その感覚情報を学習した記憶と照合することで適切な判断を下し、安全な歩行運動を実行させている。

脳内に分散している歩行制御中枢

基本的な歩行運動パターンを作り出す運動司令ニューロンは、脳幹とそれより上位の間脳、小脳など、複数の脳領域に比較的まとまって存在している。そのことは、動物実験で容易に確かめることができる。ラットやネコなどの実験動物の各脳部位に微小刺激電極を刺入して、それぞれ別個に電気刺激を与えると、いずれの場合も刺激が加えられている間は歩き続けるのが観察される。こうした歩行運動を作り出す領域は総称として「歩行制御中枢」ともよばれている。

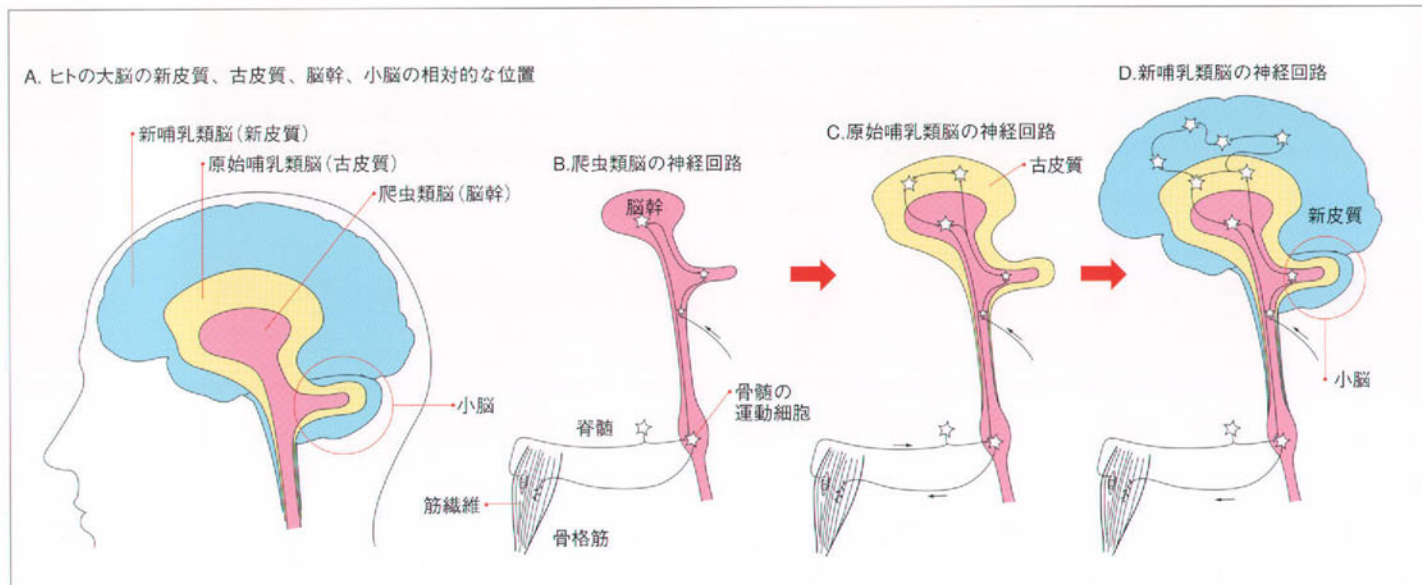
電気刺激によって興奮したニューロンは、まず歩行実行の信号を出す。その歩行実行信号は、網様体脊髄路を介して運動分節支配の脊髄運動ニューロンに伝えられる。魚類には、脳幹の網様体から始まる網様体脊髄路の原型があり、この運動路を下行する信号は遊泳中のヒレの動

きをコントロールする重要なはたらきをもっている。ヒトの場合、網様体脊髄路は出生時にすでに発達しているが、よりヒトらしく歩くために必要とされる皮質脊髄路は、その完成に生後数年を必要とする。

私たちヒトの脳は、爬虫類脳、原始哺乳類脳、新哺乳類脳の3部位に分散した歩行制御中枢が一体化してはたらくことによって、各々の歩行目的に最も適した歩行制御中枢と歩行プログラムを選択できるようになっているようである(図②)。その結果、意識に上らない自動的な歩行運動から、目的をもった意識行動としての歩行動作まで一貫して行える。もし歩行中枢が脳のある部位に1つしかないすると、その中枢に何か障害がおきた場合、全ての機能が停止してすぐに歩けなくなってしまう。私たちの脳では1つの歩行制御中枢に障害がおきると、その機能の脱落が他の中枢によって直ちに代償されるようになっている。このような脳の仕組みは、操縦室の制御装置から飛行機の尾翼に向かって多重に配線されている「fail-safe system」に相当するともいえる。このシステムのおかげで、飛行機の安全性は飛躍的に高まっている。

直立二足歩行と高次制御のメカニズム

私たちの脳には、豊富な血流によって、エネルギー源となるグルコースやそれを燃焼させるための酸素が絶えまなく運ば



②脊椎動物にみられる脳の発達と進化

MacLeanによって提唱された3部位一体説 (triune brain theory) を示す脳のスケッチを示した。Aは、ヒトの脳の新皮質、古皮質、脳幹、小脳の相対的位置を示している。B、C、Dには、爬虫類脳、原始哺乳類脳、新哺乳類脳でそれぞれに最も単純な神経回路の形成様式を、模式的に示した。筋線維から始まる感覚入力は脊髄の運動細胞に、そしてほかの感覚入力は脳幹の中継ニューロンによって、より高次のニューロンに伝達される。脳幹から脊髄に下行する運動司令信号は、運動の最終共通路とよばれる運動細胞に伝えられ、運動細胞から始まる信号は骨格筋線維を収縮させる。

れている。その結果、ニューロンは活動を維持し続けることができている。しかし、脳梗塞などの脳障害によって脳血管の一部がつまると、血流の途絶えた領域のニューロン活動が傷害を受け、その部位の機能は破綻する。血流の遮断部位によっても異なるが、脳梗塞はしばしば脳幹や小脳歩行中枢の機能を低下させる。すると、意識障害は強くないのに、立って歩く機能に重篤な障害が引き起こされてしまう。脳梗塞による歩行障害とは別に、高齢者では、夜間になると目的もなく歩き始める徘徊現象がみられる。歩いている場所が認識できない場合もある。このような歩行障害は「認識脳」とよばれる大脳皮質の前頭前野にまで、ニューロン活動の低下など機能破綻が及んでいることを推定させる。

1970年代に開発されたX線CT (computed tomography) などの非侵襲的な脳の断層撮影法、それを発展させた脳血流や脳代謝の変化を記録するPET (positron emission tomography)、機能的磁気共鳴映像法 (fMRI: functional magnetic resonance imaging) などのイメージング法は、脳障害の部位と程度、あるいは障害部位と歩行障害との間にみられる因果関係について、さまざま

なことを明らかにしてきた。しかし、前頭前野などの高次脳が、運動制御に直接かかわる運動野や補足運動野、さらに皮質下の歩行制御中枢をどのようにコントロールしているかは、いまだに謎のままである。

私たちは、この謎にせまるために、脳の機能を実験的に確かめるための「新しい動物モデル」の確立が必要だと考えた。そして、ニホンサルを用いて「直立して二足歩行する実験モデル」を作り出そうと試みた。まず、生後1.5~2年程度の若齢サルに、報酬条件付きの歩行運動学習課題を与えた。生得的なニホンサルの歩行様式は、四足あるいは樹木の間を渡り歩くプランチングである。しかし、「流れベルト上で歩く」という運動学習課題を1~2年にわたって辛抱強く与え続けると、サルは「直立して二足歩行する新しい能力」を獲得し、その運動記憶を保持するようになった。同時に、サルの脊柱は、ヒトと同じように腰椎が前彎してきた。さらに、直立二足歩行に必要な腰と下肢をつなぐ筋群が良く発達してきた。サルは流れベルト上でその歩行パターンを四足歩行から直立二足歩行に変えることができただけでなく、逆に直立二足歩

行から四足歩行に変えることも学習した。

私たちは、この実験モデルを用いて3つの疑問に答えようと試みた。第1は「サルが歩行パターンを四足から直立二足歩行に変換する際に、脳がどのようなはたらきをみせるのか」という疑問。第2は「サルが四足歩行や直立二足歩行をしているときに、どの領域にニューロン活動の増強がみられるか」という疑問。そして第3は「ニューロン活動の増強領域の機能を一時的に低下させると、直立二足歩行にどのような障害がおきるか」という疑問である。

歩行パターンが変わるときの脳のはたらき

図③は、サルが四足から直立二足歩行に歩行パターン変換するようすを、側方から撮った連続写真である。図④は、その変換にかかわる新しい作業仮説を模式的に示したもので、脳の歩行中枢から始まる運動指令信号を、複数の並列した線で示している。

サルは、流れベルト上で四足歩行をしているときには、眼を報酬に向けている (ターゲティング)。しかし報酬を上方に動かすと、頸を背屈させ、報酬の方向に頭を動かすしぐさをみせる (オリエンティン

グ)。その後サルは、流れベルト上で左側の後肢を前方に踏み出して重心をその後肢に投射させている。同時に、前肢を流れベルトから離し、後肢だけで身体の重みを支えて立ちあがる動作をしている(リーチング)。サルは解放され自由になった前肢を手として使い、指で報酬を取り、それを口に運んで食べながら直立二足歩行を続けた。逆に、報酬を下方に移動すると、直立二足から四足歩行に歩行パターンを変換した。図④では、運動指令信号をサルの頭部、体幹、手足などの運動分節に伝える運動下行路、運動分節から始まる感覚信号を脳にフィードバックする感覚上行路のようすが、線として理解できる。

サルの脳は、四足歩行から直立二足歩行へ変換する際に、運動司令信号の内容を変え、新しい運動分節の動きを作り出していると考えられる。この状態は、人形使いが5本の指を動かして何本もの糸を操り、人形を巧みに動かしているようすを思い浮かべると理解しやすい。この場合、人形使いの指を操る脳の運動中枢は、歩行運動の制御中枢や歩容の変換中枢に相当する。歩行パターンの変換とその際の歩行制御中枢のはたらしについて私たちは、「複数の歩行制御中枢から始まる並列した運動下行路は、運動分節の1つ1つを多重に支配し(図④参照)、それらの動きに柔らかさ(自由度)と滑らかさを与えている」という並列多重作業仮説を提唱している。

ここではもう1つ、「use-dependent refinement」という概念が重要になってくる。use-dependent refinement概念とは、サルが直立二足歩行能力を獲得する過程で繰り返される運動学習が、ニューロン間(シナプス)における神経情報の伝達効率を向上させ、脳および脊髄内において、新しい神経回路の組み立てを容易にするというものである。

手足などの運動分節は、それぞれに独立した機能をもっており、大脳と小脳に分布する高次制御中枢から多重神経支配を受けている。この多重神経支配は、数多くの標的ニューロンが高次中枢からの



④流れベルト上を歩いている二ホンサルの連続写真

流れベルトは左から右に移動している。サルは、ほぼ一定した空間位置で流れベルト上を歩いている。写真のコマ間隔は0.2秒で、流れベルトの移動は1.0m/秒、横線の間隔は20cmである。

歩行司令信号を受容してシナプス伝達効率を増大させ、組み立てられた神経回路の機能を強化するとともに、その機能の保全にも重要な役割を果たしていると考えられる。ここにも脳の巧さの一端がある。

歩行パターンとそれにともなう脳の活動領域

四足および二足歩行時に、どの脳領域でニューロン活動の増強がみられるかという第2の疑問を解くために、私たちは浜松ホトニクス株式会社中央研究所の塚田秀夫博士の協力を得て、サルの四足歩行および直立二足歩行時にグルコース代謝が特異的に亢進する脳領域を、PETで特定する実験を行った。

PETは放射性同位元素を用いる脳機能解析法である。ある物質を放射性同位元素で標識しておき、放出される放射線を外部から追跡するのが、その原理である。例えば、血流に比例して蓄積されるグルコースなどを放射性同位元素で標識しておく、脳内のグルコース分布を非侵襲的かつ正確に画像化できる。私たちのサル歩行モデルでは、四足歩行時の脳の活動も二足歩行時の脳の活動も、同一個体で測定ができ、両者を比較することが可能となった。

その結果、現在までに次のような研究成果が得られた。第一に、四足歩行でも

直立二足歩行でも共通してニューロン活動が増強する領域は、大脳および小脳における複数領域に存在していること。第二に、歩行パターンによって特異的にニューロン活動の増強がみられる領域も複数存在すること、である。

例えば、四足歩行時にくらべて直立二足歩行時により強いニューロン活動がみられた領域が3カ所みつかった。それらは、視覚情報を受容する「後頭葉の視覚野」、運動の制御やその準備状態を作り出す際に重要な役割を果たす「前頭葉の運動野」、および「補足運動野」である(図⑤)。興味深いのは、四足歩行時には、バランスの保持や手足の協調運動に重要な役割を果たす小脳のほぼ全領域でニューロン活動が増強したのに、直立二足歩行時には小脳の正中部に位置する「虫部」でしか増強が観察されなかったことである。

このような研究成果は、直立二足歩行時には四足歩行時よりも「より高位にある神経機構」が用いられていることを示唆している。しかし、これらの研究成果だけでは、高次脳による歩行制御の実態を理解したことにはならない。

脳の活動領域と歩行動作の関係

では、PETでニューロン活動の亢進が確認できた大脳皮質の運動野は、サルの

二足歩行動作を、どのように制御しているのだろうか？ その疑問に答える1つの方法として、大脳皮質運動野の機能を一時的にブロックするという方法が考えられる。ニューロン活動を抑制する神経伝達物質の代表例にはGABAがあげられるが、そのアゴニストであるムシモールという化学物質を用いるのである。ムシモールを運動野に微量注入すれば、足関節の動きを制御する皮質脊髄路の起始ニューロン活動だけを選択的に抑制し、その領域の機能を一時的に脱落させることができるというわけである。

直立二足歩行サルは、歩く際に、一側後肢の股、膝そして足関節を屈曲し、流れベルトから肢をもち上げて、その肢を前方に踏み出す（遊脚相）。その後、足関節を屈曲（背屈）し、流れベルト上に着地する際に足関節を伸展（足屈）する。その間、反対側の後肢は股、膝、足関節を伸展し、身体のバランスをとるとともに荷重を支えている（着地相）。つまりサルはヒトと同じように、歩いている際には左右の下肢で遊脚相と着地相を、足関節で背屈と足屈を繰り返している。

実験を開始し、右側運動野の足関節を支配する領域にムシモールを微量注入すると、サルは左側肢の足関節を背屈することも足屈することもできなくなり、足を引きずるような歩行障害を示すように

なった。また、流れベルト上に障害物においても、サルはそれを予測的に避けることができず、障害物に足を接触させて転びそうになった。この結果は、ムシモールによって歩行運動の予測および適応制御システムが破綻したことを示している。

さらに、左側および右側補足運動野の後肢支配領域にムシモールを微量注入した場合には、直立姿勢の維持に必要な後肢抗重力筋活動が左右側とも低下し、サルは身体のバランスをとって立ち続けることが困難になった。その状態で流れベルト上を歩かせると、サルは立っている位置を絶えまなく左右に変え、まっすぐ歩き続けることができなかった。これらの歩行障害の程度は、ムシモール注入量を増やすとさらに強くなった。

並列多重制御と二足歩行

これらの一連の研究結果は、運動野や補足運動野などを含む大脳皮質が、歩行運動の予測制御と適応制御に直接かかわっていることを示している。さらに、スムーズな歩行運動をするためには、立つ・歩くことにかかわる中枢神経システムのはたらきを統合することが必須であることも示している。なかでも補足運動野は、その後方の運動野、その前方の前頭前野、その腹側に広がる大脳辺縁系、さらに小脳からの情報を受容し、それら

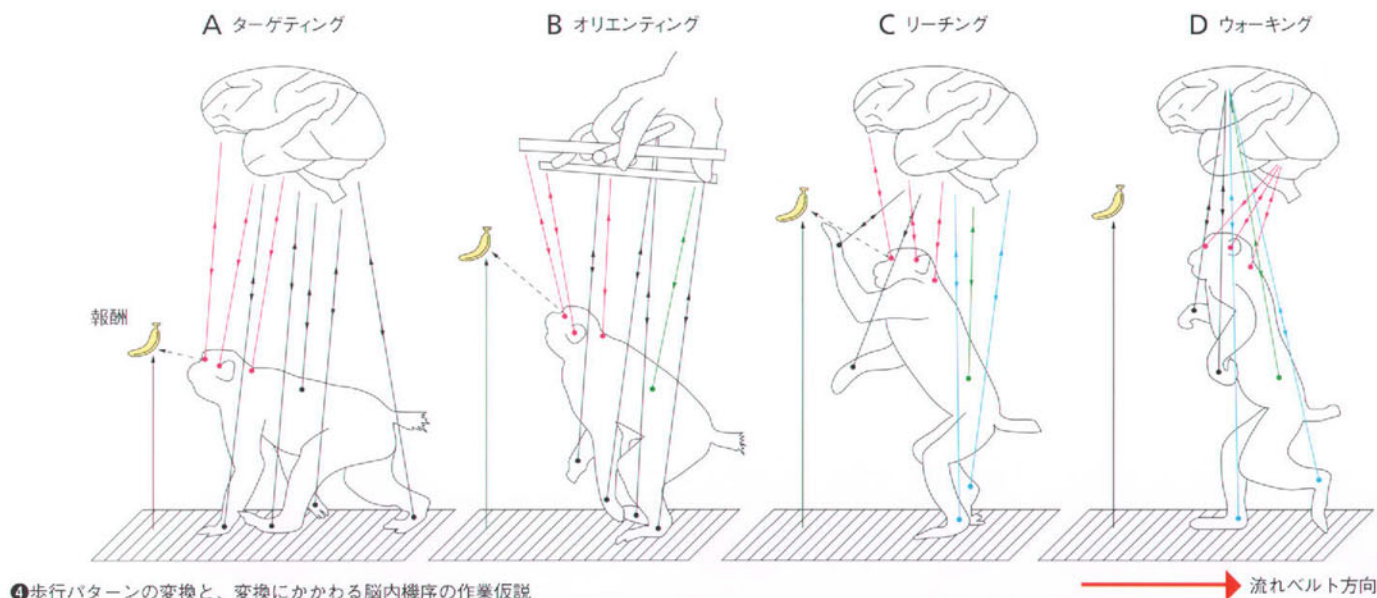
を統合する非常に興味深い領域であるといえる（図9参照）。

大脳辺縁系は情動脳、前頭前野は認識脳の代表である。補足運動野は、統合された皮質情報を情動脳と認識脳の両者にフィードバックするとともに、皮質網様体路を介して、脳幹の内側に広がる網様体にもその情報を伝達している。脳幹には、生命活動の保持にかかわる最低限の基本的神経機序が内在するが、脳幹の歩行中枢からはじまる運動実行信号は、網様体脊髄路を介して脊髄まで伝達される。補足運動野から皮質網様体路を介して脳幹に伝達される皮質情報の一部は、歩行運動を発動する司令信号に相当すると考えられる。

得られた研究成果をまとめると、補足運動野は、歩行運動の制御に際して運動分節の並列多重制御中枢の1つとして重要な役割を果たしている可能性が高いことが伺える。すでに私たちは、小脳正中部と強いシナプス接続をもつ室頂核が、運動分節の並列多重制御中枢としての機能を果たしていることも明らかにしつつある。

直立二足歩行から、脳と知と身体の共進化にせまる

人類は今から600万～700万年前に、チンパンジーなどの類人猿から分かれた



といわれる。国立遺伝学研究所(遺伝研)の佐々木裕之は、「ゲノムの刷り込み」という哺乳類にユニークな遺伝情報の調節機構がヒトの発生、成長、行動に大きな影響を与えていることを明らかにしている。同じく、遺伝研の丹羽 尚はヒトやサルなどの高等動物において高度に専門化した感覚器官が、下等なほかの生物と同じ論理で形成されている可能性を、遺伝子の研究から明らかにし始めている。さらに総研大の高畑尚之は「ヒトは、ヒトとなる時に何か新しい遺伝子を獲得したのでなく、もともとあった遺伝子のいくつかが失われてヒトになった」と考えている。

一方、国際日本文化研究センターの赤澤 威は、ヒトの進化の実態を理解するためには化石人骨の脳を系統的に復元し、その構造変化と行動の共通化のメカニズムを探ることが重要であると考えた。そこで、約4万年前まで存在していたネアンデルタールの子供(テリエ)の化石人骨から全身骨格の実体モデルをつくり、慶應義塾大学の山崎信寿らの研究協力を得てコンピューター・グラフィッ

ク法で、自分の意志で歩く状況を再現しようと試みた。そして、骨格に違いはみられるものの、現代の同じ年齢の子供とよく似た歩き方をしたと報告した。現在、赤澤は復元された化石人骨の頭骨から脳の大きさや形を推定し、脳と知の共進化のメカニズムにまで迫る研究を始めようとしている。

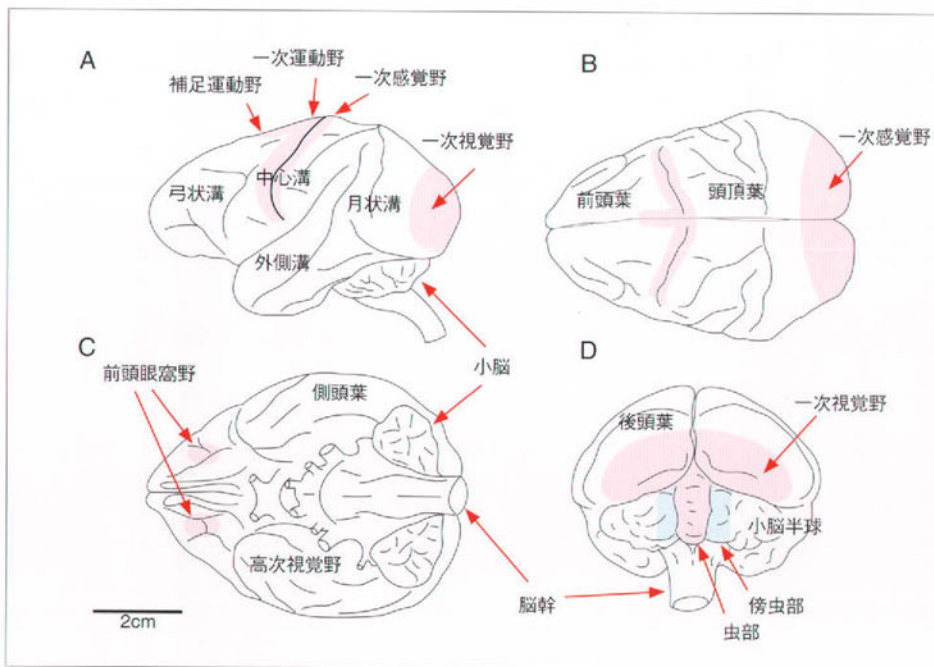
ごく最近、チャドとフランスなどの共同研究チームが中央アフリカのチャド北部の砂漠で、今から約700万年前と推定される猿人の頭蓋骨を発見したことが報告された。この頭蓋骨は、人類が類人猿から分かれてヒトとして歩みはじめた直後の姿を示す初めての実証的資料として注目を集めている。

こうしたさまざまなアプローチは、ヒトがヒトらしくなった進化のプロセスを知ること、そして私たち人間の理解をより深めることなどを目的としている。すでに、岡崎国立共同研究機構生理学研究所(生理研)の柿木隆介は、顔の認知にかかわる高次脳機能野の実態などを、ヒトの大脳皮質ニューロン活動に伴って発生する磁場を外から検出する脳磁図

(MEG:magnet encephalo graphy)を用いて同定している。

同じく生理研の定藤規弘は、視覚障害者の点字読に際して、一次感覚野ではなく、一次視覚野におけるニューロン活動が増強することを、PETやMRIを用いて明らかにしている。PET、MRIそしてMEGに代表される非侵襲的神経イメージング法の発見、そして二足歩行サルモデルの確立は、これまでその実態の理解が困難であった「脳と知と身体の共進化」、「なぜヒトは直立したのか」といったさまざまな謎を解く新たなチャレンジを可能にし始めている。

本論文で紹介した7名の研究者(佐々木、丹羽、高畑、赤澤、柿木、定藤、森)による研究成果は、総研大共同研究「人間理解の科学的基礎」の助成によって得られた。研究班を代表して3年間の研究助成に感謝する。研究班員による詳しい研究成果は、『科学』(岩波書店、2002年3月号)に梅原猛、浜清、森茂美、高畑尚行の4名による「座談会:人間理解の基礎とは——宗教 思想 科学」とともに収録されている。



⑤ニホンサルの大脳、小脳、脳幹と、大脳皮質における機能局在

A、Bの図はサルの脳を側方および上方からみたスケッチで、C、Dの図はサルの脳を頭蓋底および後方からみたスケッチである。中心溝の前方には運動野と補足運動野が、中心溝の後方の後頭葉には一次視覚野が、側頭葉の腹側面には高次視覚野が広がることがわかる(A、C)。脳の進化とともに小脳は虫部、傍虫部、小脳半球の順番で発達してくる(D)。大脳の底面にみえる前頭眼窩野は辺縁系の一部である(C)。脳幹はその下方の脊髄につながっている(C、D)。



森茂美(もり・しげみ)

専門は脳生理学。北海道大学医学部卒業後、同大学大学院医学研究科、オレゴン州立医科大学を経て、北海道大学医学部助手、講師、旭川医科大学医学部教授、ロックフェラー大学客員教授を歴任。平成5年4月より岡崎国立共同研究機構・生理学研究所(生理研)生体調節研究系 生体システム研究部門教授。平成5年10月より総研大教授。平成14年3月退官。生理研および総研大名誉教授。一貫して立つ歩く脳の巧みさにかかわる研究を進め、ニホンサルを用いた高次脳機能の研究を行った。