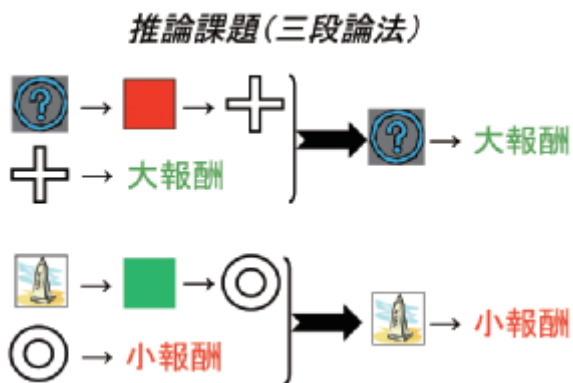


「新しい情報」を作り出す脳神経機構

Pan X, Fan H, Sawa K, Tsuda I, Tsukada M & Sakagami M
 Reward inference by primate prefrontal and striatal neurons.
 J Neurosci, 34(4):1380-96. 2014

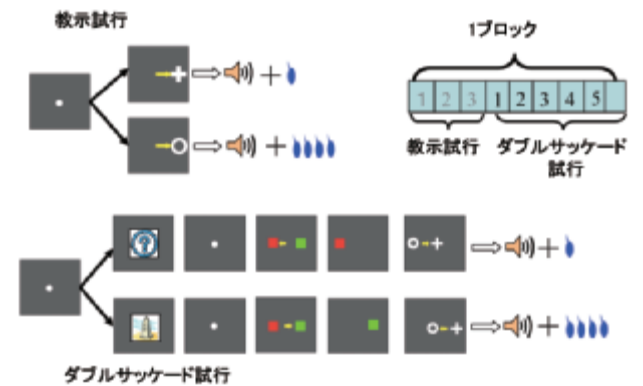
我々は、刻々と変化していく環境の中で、次に何が起こるのかを予測しながら、行動を行う。この予測を可能にするのは、過去に似たような経験をしたことによる学習の結果である。しかし、時には経験のない状況に遭遇し、その中で何が起こるのか、予測しなければならないこともある。このような場合は、過去の経験は、そのままでは役に立たない。ヒトは、このような時、過去の複数の経験を組み合わせて、新たな状況での予測を行うこともできる。このような機能を、一般に推論と呼ぶ(図1)。ヒトは、全く何もないところから、新たな情報を創造することはできない。推論が、新たな情報の創造にも重要な役割を果たしていることは、容易に想像できる。しかし、このような推論機能を、脳がどのように作り出しているのか、いまだほとんどわかっていない。Panらは、ニホンザルに推論課題を訓練し、その課題遂行中の前頭前野と大脳基底核線条体の神経活動を調べることで、前頭前野と線条体は、異なる推論機能に関わることを、世界で初めて明らかにした。



【図1】 実験における推論 (三段論法)
 被験体となるサルには、6つの刺激を使って、刺激のグループに関する学習を行わせた。グループ1は、クエスチョンマーク (A1)、赤 (B1)、プラス (C1) からなり、グループ2は、ヨット (A2)、緑 (B2)、○ (C2) からなる。つまり、あるグループの刺激が提示された後は、複数の選択肢の中から同じグループの刺激を選ぶ、という訓練を経て、グループは学習された。これらの刺激を使って推論課題を行わせたが、ここでは、〈A1->B1->C1〉かつ〈C1->大報酬〉ならば〈A1->大報酬〉を推論することになる。新しい刺激を導入した際は、A1に代わってN1、A2に代わってN2が使われた。

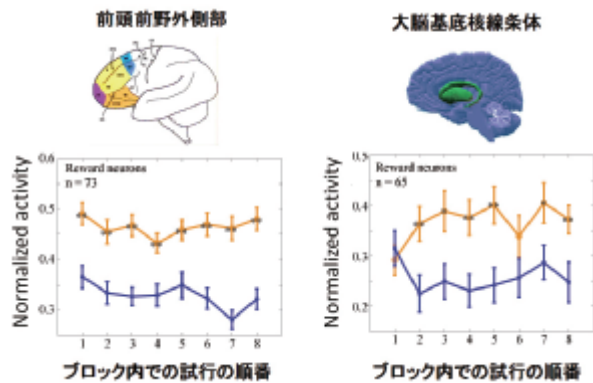
この実験では、6つの視覚刺激を2つのグループにわけ、まず、それぞれの関係を学習させた (A1、B1、C1

からなるグループ (グループ1) と A2、B2、C2 のグループ (グループ2))。学習成立後、C1 と C2 を使ってグループとジュース報酬の関係を教え (図2、教示試行)、次にダブルサケットド課題を使って A1 あるいは A2 と報酬との関係を推測させた (図2、ダブルサケットド試行)。ここでは、2-3 試行の教示試行と、それに続く 7-10 試行のダブルサケットド試行を 1 ブロックとし、ブロック内では、一方の刺激グループは大報酬に関係し、もう一方のグループは小報酬に関係した (ブロックが代われば、刺激 - 報酬関係も代わった)。サルが大報酬を予測しているか小報酬を予測しているかは、反応時間や正答率によって間接的に知ることができるが、サルは、教示試行での情報をもとに、ダブルサケットドの 1 試行目から刺激と報酬の関係を予測できた。この課題遂行中に、前頭前野側部と大脳基底核線条体の報酬予測に関係するニューロンの活動を調べたが、ともに、行動同様、報酬を予測する活動を示した。



【図2】 推論課題
 推論課題は、教示試行とダブルサケットド課題からなり、先に教示試行を 2-3 試行行う。教示試行では、C1 または C2 が提示されるが、サルが刺激の位置に眼を動かせば、正解でジュースが与えられる (眼をすばやく動かす動きをサケットド眼球運動と呼ぶ)。その後、ダブルサケットド試行に移るが、ここでは、同じグループの刺激を眼で追うことになる。たとえば、図のダブルサケットド試行 (上) のように、A1 が提示されると、B1、C1 を眼で追うことになる (ここでは、サケットドによる選択を 2 回行う)。ジュースの量は、大報酬か小報酬のどちらかで、ブロックごとに、C1 が大報酬になるか C2 が大報酬になるか、ランダムに決められる (例では、C1 が小報酬、C2 が大報酬)。この場合、最終的に C1 を選ぶことになるので、与えられる報酬は、小になる。最初の刺激が A2 の場合は、最後が C2 になるので、成功すると大報酬が与えられる。

次に、これまでに経験したことのない新しい刺激を導入し、B1 あるいは B2 との関係を教えた (B1 と連合した新奇刺激を N1、B2 と連合した刺激を N2 とする)。N1、N2 に相当する刺激をそれぞれ 100 種類以上用意しておき、A1/A2 刺激に代えて、教示試行に続くダブルサッケード試行の 1 試行目から新奇刺激 (N1/N2) を導入して、サルの報酬予測と前頭前野 / 線条体の報酬予測ニューロンの応答を調べた。サルの行動と前頭前野ニューロンの活動は、ダブルサッケードの 1 試行目から報酬を正しく予測していた (図 3 左; 縦軸はニューロン活動を示しており、黄色と青の線の差が大きいほど、大報酬か小報酬かについて区別をした応答をしている) が、線条体ニューロンでは、最初の試行では正しい報酬予測を示す活動は見られなかった (図 3 右)。しかし、線条体ニューロンは、2 試行目からは正しく報酬を予測することができた。



【図 3】 推論課題遂行中のニューロン応答

6つの刺激に加えて、新しい刺激も導入した。新しい刺激を使って、それが赤と関係があるか、緑と関係があるかを教えることにより、グループ 1 に属するか (N1)、グループ 2 に属するか (N2) を教示した。

新奇刺激導入後の最初のブロックでの N1 あるいは N2 に対する前頭前野外側部 (左) と大脳基底核線条体 (右) の単一ニューロン活動 (それぞれ、73 個と 65 個のニューロンの活動の平均値)。縦軸は、ニューロンの発火頻度、横軸はブロック内での試行順を示す。黄色は、それぞれのニューロンが強く応答する報酬条件での応答を、青は、弱く応答する報酬条件での応答を示す。

初めて導入された新奇刺激を使っても、サルの行動と前頭前野外側部ニューロンは、1 試行目から報酬予測を行うことができた。このことは、サルは、報酬予測に推移的推論機能 (N1->B1、B1->C1 (報酬)、よって N1->C1 (報酬)) を使っていることを示しており、前頭前野外側部の神経回路がそれを可能にしていることを示唆している。一方、大脳基底核線条体は、1 試行目に限り報酬予測は、できなかった。このことは、線条体が報酬予測を行うのに推移的推論機能は使えず、他の機能により予測を行っていることを示唆する。これまでの研究から、線条体は比較的単純な強化学習により報酬予測を行っていることが示されており、今回の結果はそれに合致する

ものである。しかし、線条体でも、たとえば、1 試行目に N1 が呈示され、2 試行目に N2 が呈示された場合には、2 試行目で有意な報酬予測が確認された。もし、線条体が、経験に基づく報酬予測しかできないとすれば、2 試行目で初めて呈示された N2 に基づく報酬予測はできないはずである。この結果は、N1 と N2 が背反する報酬との関係を持つ場合、一方の情報さえ与えられれば、経験なしに報酬予測ができるという、選言的推論 (Xor) 機能を線条体は持っていることを示唆する。

これまで、Pan らは、同様の課題を使って、前頭前野外側部は情報をカテゴリー (グループ) 化して、そのグループの意味をコードしていることを示してきた (Pan et al., 2008, 2012)。グループの意味 (今回の場合は、大報酬につながるか、小報酬につながるか) がわかれば、新しい刺激に出会っても、その刺激がどちらのグループに属すかがわかれば、推論的予測ができる。前頭前野は、このようなカテゴリー化の機能を持っており、大脳基底核線条体は持っていない。Pan らは、この違いが、推移的推論機能の有無につながることを示している。

今回の実験の結果は、一見同様の報酬予測機能を持つように見える前頭前野外側部と大脳基底核線条体が、報酬予測機能において、異なるメカニズムを持つことを示す結果であり、ヒトの持つ複雑な思考・創造の神経メカニズムを明らかにする第一歩であると考えることが出来るよう。

(脳科学研究所 坂上雅道)