

### 参考 3. 研究レポート 3

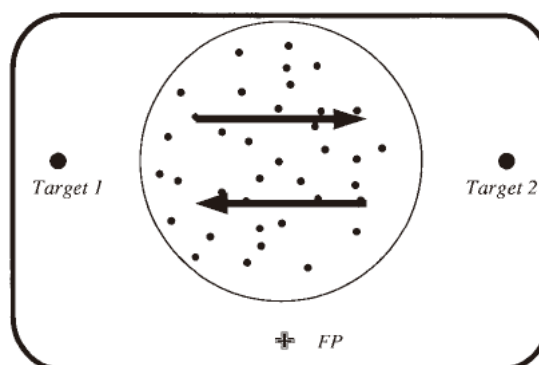
脳科学・神経経済学におけるこれまでの知見

## 1. 意思決定のメカニズムと神経経済学の展開

## (1) 意思決定のメカニズム～進展著しい意思決定研究～

## ①知覚的意思決定

神経科学における意思決定の研究は、Newsome らのグループによる知覚的意思決定の研究が先行した。彼らは、さまざまな方向に動く点の集まり（ランダムドット）（右図）を用いて、それが全体的にどちらの向きに動いているかの「判断」に基づいて、その動きの向きに視線を移動する課題をサル

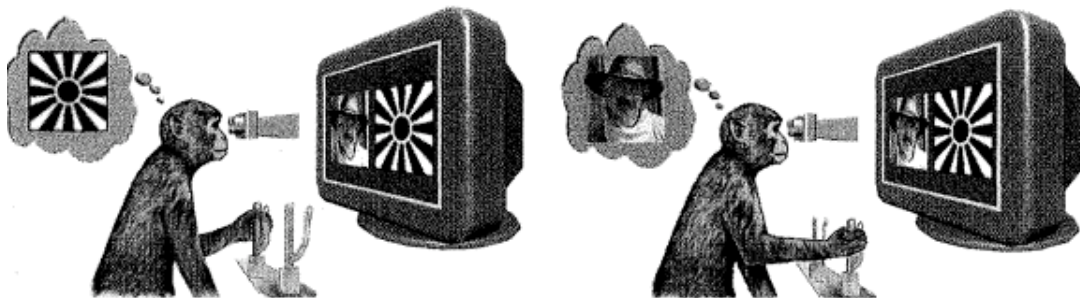


に訓練し、後頭葉から頭頂への移行部に位置する MT 野と呼ばれる領域の神経細胞活動を調べた。個々の点が、どれも同じ向きに動いている場合には、全体的にどちら向きに動いているかを「判断」することは易しいが、同じ向きに動く点の割合が小さくなるにしたがって、その「判断」は難しくなり、不安定なものとなる。このように「判断」が不安定なときには、ランダムドットの動きとしては同じでも「判断」は異なるということが起きる。どちら向きに動いているかと言うことを主観に基づいて決定しなければならないことから、知覚的な意思決定の神経機構の研究として知られている。

MT 野では、向き毎に、その「判断」に関わる神経細胞が集まって分布するため、MT 野のどの部分がどの向きの「判断」に関わっているかを同定し、マップを作成することができる。作成したマップに基づいて、特定の向きの「判断」に関わる MT 野細胞群を電気刺激によって活性化すると、刺激された細胞群の表現する向きに、サル「判断」がずれることを Salzman ら {Salzman, 1990 #1257} は報告した。このことは、MT 野の細胞活動が、ランダムドットの動きの向きの「判断」の原因となっていることを強く示唆した。また Britten らは、ランダムドットの動きの向きがまちまちで「判断」が不安定なとき、毎回の「判断」が、MT 野の細胞活動の偶然の偏りと相関することを報告した。これらの結果から、MT 野の細胞活動は、ランダムドットの動きの向きについての主観的な「判断」、つまり知覚的な意思決定を支えていると考えることができる。

動きの刺激ではなく、複雑な視覚対象についての「判断」に関わる研究もある。

片方ずつの目にまったく違った視覚刺激を人工的に同時に見せると、左目の像が見えたり右目の像が見えたりと、知覚対象が交互に切り替わる。この現象は両眼視野闘争と呼ばれる。Sheinberg & Logothetis {Sheinberg, 1997 #1827}は、一方の目には幾何学模様を、もう一方の目には写真を見せることによって、この両眼視野闘争をサルに起こし、そのサルの側頭皮質下部 (IT) の神経細胞の活動を調べた (下図)。サルは、どちらの視覚刺激が見えているかを、左右いずれか一方のレバーを引くことで報告するように訓練されており、実験者は、サルがどちらの視覚刺激を知覚しているかを随時知ることができた。物理的にはそれぞれの目に視覚刺激が継続して映っているにもかかわらず、この条件下でサルが知覚するのは、主に片方の目



からの像である。そして IT の神経細胞は、網膜に映し出された 2 つの視覚像ではなく、意識上に知覚された 1 つの対象の視覚像を反映して、選択的な活動を示すことを彼らは報告した。

また、Nakamura ら {Nakamura, 1994 #1648} は、同じくサルの IT の神経細胞が、何度も経験した視覚刺激であれば、その一部分を見せただけでも、あたかも視覚刺激全体を想起したかのように、刺激全体を見せたときと似た応答を示すことを報告している。この結果も、IT の神経細胞は、網膜上に映し出された客観的な視覚像ではなく、それをもとに意識上に形成された主観的な像に対応して活動することを示唆している。まったくの主観的な視覚像を形成するためには、視覚刺激をまったく見せない条件で、特定の視覚刺激を想像してもらおうということが考えられる。このような想像をサルにさせることは極めて難しく、仮にそれに成功したとしても、サルの想像の内容を知ることやはり極めて難しい。しかし、ヒトではそのような実験が可能である。O'Craven & Kanwisher {O'Craven, 2000 #1828} は、サルの IT と同様の機能を有していると考えられる側頭連合野下部の特定の領域が、顔や場所の視覚刺激を見たときだけでなく、それらを想像したときにも活性化されることを、機能的磁気共鳴画像撮影法 (fMRI) を用いて明らかにした。側頭連合野下部は、従来、物体の知覚に関与する脳部位と考えられてきたが、同じ領域が、一部分を隠したり、あるいはその物体の視覚像を物理的にはまったく呈示しなくても想像するだけで活性化される。このことは、刺激の客観的な物理特性よりも、その主観的な「判断」に対応した応答を示すという点で、MT 野の神経細胞が、主観的に「判断」され

たランダムドットの動きの向きに応じて活動するのと似ている。

このように MT 野や側頭皮質下部など、動きや視覚物体という特定の弁別刺激の知覚に関わっている高次の視覚領野は、それらの主観的な「判断」つまり知覚的な意思決定にも決定的な役割を果たしていると考えられている。

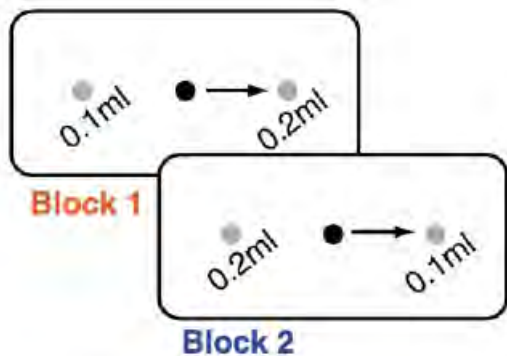
## ②行動的意思決定

意思決定は、行動学的／心理学的には、報酬あるいは価値に基づいた行動選択として精力的に調べられてきた {Kahneman, 2000 #2974}。このような意思決定は、知覚的な意思決定に対して、行動的な意思決定といえることができる。例えば Herrnstein は、十分長い一定期間に、各選択肢を選択した回数の割合が、その選択肢から得た累積報酬量の割合に一致するという法則を見出した {Herrnstein, 1979 #3797; Mazur, 1981 #2836; Vaughan, 1981 #3798}。このような行動の法則は、対応法則と呼ばれる。

$$N_{ai} / \sum_i N_{ai} = R_{ai} / \sum_i R_{ai}$$

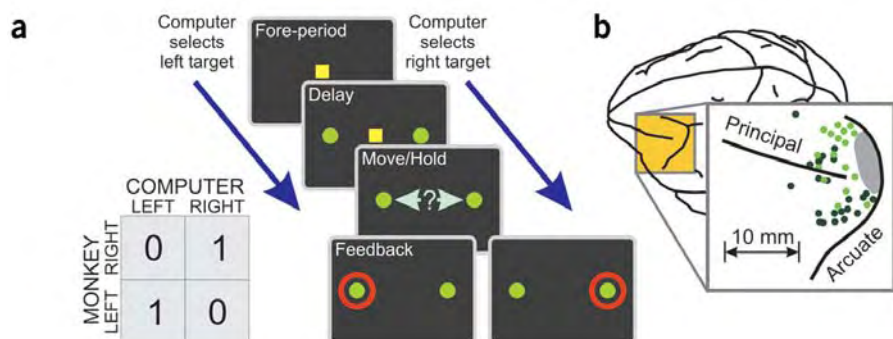
ここで、 $N_{ai}$  は、 $i$  番目の選択肢  $ai$  を選択した回数を表し、 $R_{ai}$  は選択肢  $ai$  から得た累積報酬量を表す。動物の選択に対して報酬を与える確率法則によっては、対応法則を満たす行動選択が、獲得報酬を最大にしない場合も考えられるが、このような場合であっても対応法則は成り立つことが知られている。

20 世紀の終わり頃から、このような行動的意思決定が、神経科学においても注目され、現在ではその主流を形成している。Platt と Glimcher は、対応法則に基づいて行動の価値を推定し、神経活動との関係を調べた {Platt, 1999 #2450}。彼らは、



行動選択を指示する手がかりが呈示されない自由選択課題（左図上）をサルに行わせ、頭頂葉の頭頂連語野の一部である LIP 野から単一細胞活動を記録した。この課題では、2カ所にターゲットが呈示されたが、どちらに視線を動かすかによって、得られる報酬量（フルーツジュース）が異なり、得られる報酬量は、ブロック毎に違った。LIP 野の神経細胞の活動は、実際の行動選択結果から推定した各試行での行動（眼球運動）の価値と相関があることを彼らは示した（左図下）。

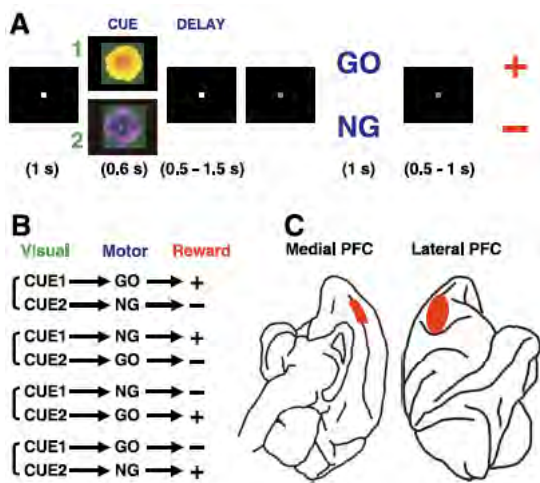
前頭葉の前部に位置する、前頭前野で調べた研究もある。Barraclough ら {Barraclough, 2004 #2804} は自由選択課題（下図 a）を遂行中の前頭前野外側部（下図 b）の活動を調べた。この実験では、コンピュータのアルゴリズムが、サルの直



近の行動選択や報酬の履歴を元に強化学習モデ

ル（次項参照）を用いて、各試行のサルへの選択を推測し、選択しない可能性が高い標的刺激の選択に報酬を与えた。このように、行動と報酬の対応関係が固定していないため、自らの行動と結果の関係を常に認識して行動選択をする必要がある。実際にサルは、アルゴリズムの種類に応じて行動選択パターンを変えたことから、選択とその結果を元に適応的な行動選択を行っていることが示唆された。そして、前頭前野外側部から単一細胞活動を記録した結果、行動選択時に直前の試行の行動選択とその結果を表現する活動が多く見られた。

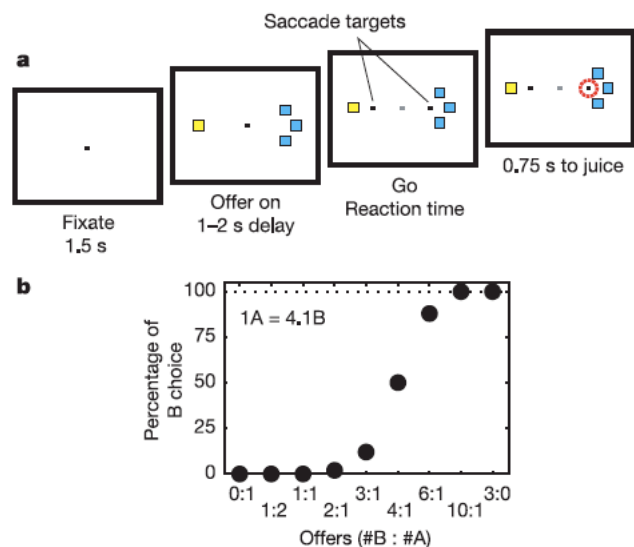
行動と結果の関係は、まず前頭前野内側部に表現され、それが前頭前野外側部に伝わっていくことによって、目的を達成するための行動選択が実現していることを Matsumoto らは明らかにしている {Matsumoto, 2003 #2596}。Matsumoto らは、視覚刺



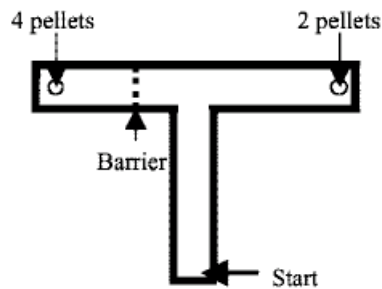
激 2 個、2 種類 の 運 動 (GO/NO-GO)、報 酬 2 条 件 (あ る / な し) の 間 の 対 応 と 対 応 逆 転 を 含 む 視 覚 弁 別 課 題 (左 図 A, B) で サ ル を 訓 練 し、課 題 遂 行 中 に 前 頭 前 野 内 側 部 と 外 側 部 の 両 方 (左 図 C) か ら 単 一 細 胞 活 動 を 記 録 し た。正 し い 行 動 と 得 ら れ る 結 果 を 教 示 す る 刺 激 が 呈 示 さ れ た 直 後、行 動 と 結 果 の 組 み 合 わ せ を 表 現 す る 細 胞 は、前 頭 前 野 内 側 部 に は 多 く 見 出 さ れ た。前 頭 前 野 外 側 部 で は 刺 激 呈 示 直 後 に は 見 出 さ れ な か っ た が、行 動 を 起 こ す タ イ ミ ン グ が 近 づ い

て く る と 現 れ た。

前頭前野の腹側面、前頭眼窩野は、識別すべき刺激と報酬との間の連合学習に重要であって、行動的意思決定への直接の関与についてはよく分かっていなかった {Tremblay, 1999 #218}。しかし最近になって、前頭眼窩野の行動的意思決定への関与が注目されている。Padoa-Schioppa ら {Padoa-Schioppa, 2006 #3554} は、2 種類 の 異 な っ た ジ ュ ー ス、そ れ ぞ れ の 量 を 操 作 し、質 と 量 の 両 方 を 考 慮 し た 上 で い ず れ か 一 方 を 選 択 さ せ る 課 題 (右 図 a) を サ ル に 訓 練 し た。サ ル は、2 種 類 の ジ ュ ー ス が 同 じ く ら い の 量 の と き は、好 き な 方 の ジ ュ ー ス ば か り を 選 ん だ が、好 き な ジ ュ ー ス と そ う で な い ジ ュ ー ス の 量 の 割 合 が 1:10 く ら い に な る と、好 き で な い 方 の ジ ュ ー

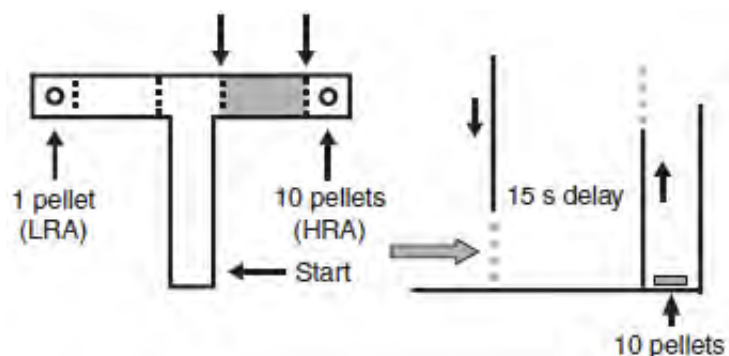


スばかり選ぶようになった（右図 b）。彼らはこの課題遂行中の単一細胞活動を前頭眼窩野から記録した。前頭眼窩野の細胞の多くは、一方の報酬をより頻繁に選択するときほど強い反応を示した。しかし一種類のみの報酬を用い、二種類の報酬の価値の比較を必要としない条件では、それらの細胞は反応しなかった。このことは、前頭眼窩野は、2種類の報酬の間の価値の差を表現することによって、行動選択に関与していることを示唆している。



Walton ら {Walton, 2002 #2563} は、前頭前野内側部のすぐ後ろの、帯状皮質前部が、行動の結果の利得とコストとの比較に関与していることを、ラットを使った実験で明らかにした。彼らの実験では、T字迷路の片方のアーム(高報酬アーム)には多くの餌を置いたが、それを得るためには高い障壁を登る必要があった。もう一方のアーム(低報酬アーム)は、平坦になっており、少量の餌を置いた（左図）。帯状皮質前部を破壊する前のラットと対照群のラットは、高報酬アームを多く選んだ。しかし、帯状皮質前部の破壊後には、低報酬アームを多く選ぶようになった。高報酬アームと低報酬アームの両方に障壁を設置した時には、高報酬アームを選んで障壁を登ったことから、運動能力や報酬期待には障害がないことが確認された。しかし、低報酬アームの障壁を除くと、再び低報酬アームを選んだ。これらのことから、帯状皮質前部は、行動選択時に報酬と労力コストを比較して、行動を選択、決定するのに重要であると考えられた。

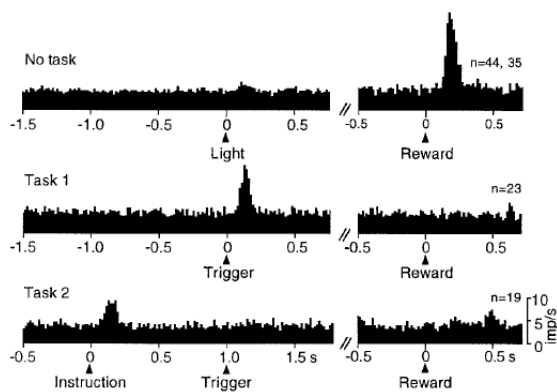
Rudebeck ら {Rudebeck, 2006 #3614} は、Walton らが用いた障壁の代わりに、報酬を得るまでの遅れ時間を作るゲートの設置された T 字迷路を（右図）用い、行動選択に時間コストと報酬との間の比較に、脳のどこが関わっているかを調べた。T 字迷路の片方のアーム(高報酬アーム)には多くの餌を置いたが、それを得るためにはゲートが開くまで待っている必要があった。もう一方のアーム(低報酬アーム)にはゲートが



なく、少量の餌ではあるが、それを待ち時間なしにすぐに獲得できたを。前頭眼窩野を破壊する前のラットと対照群のラットは、高報酬アームを多く選んだ。しかし、前頭眼窩野の破壊後には、低報酬アームを多く選ぶようになった。高報酬アームと低報酬アームの両方にゲート待ち時間を設定したときには、高報酬アームを選んだことから、報酬期待そのものには障害がないことが確認された。これらのことから、前頭眼窩野は、行動選択時に報酬と時間コストを比較して、行動を選択、決定するのに重要であると考えられた。

### ③強化学習モデルの援用

行動的意思決定は、行動の結果としての報酬を最大化するシステムによって実現されているという前提にたち、それを数理的に明らかにするアプローチが導入されて、行動的意思決定の研究はより精密化し、飛躍的に進んだ。これには、Schultz らのサルを用いた一連の研究 [Schultz, 1998 #14] により、中脳ドーパミン細胞の反応様式が、強化学習モデルで提案されていた予測誤差信号と驚くほどの一致を見たという背景がある。強化学習モデルでは、将来的な価値（得られる報酬量）の見積もりが、試行錯誤によって、徐々に正確になっていく過程が想定される。各ステップで得られた



実際の結果が、そのときに見積もられていた価値と比較してどれほど高かったか、あるいは逆にどれほど低かったかという差分（実際に得られた結果の価値-見積もられた結果の価値）が予測誤差である。何も課題をこなしていないとき、つまり報酬が見積もられていないときには、報酬を貰ったときに予測誤差が生じる。このようにときにドーパミン細胞は報酬に

応答する（左図上）。ある課題を学習すると、課題が始まったことを示すトリガー信号が表れると、この時点で報酬が見積もられ、予測誤差が生じ、ドーパミン細胞もこれに応答する（左図中）。しかし、すでに予測された報酬が得られても、予測誤差は生じないので、得られた報酬にはドーパミン細胞はもはや応答しない（左図中）。別の課題で、トリガー信号のさらに前に手がかりを与えてやると、その手がかりが得られた時点で報酬が見積もられ、ここで予測誤差が生じ、ドーパミン細胞も応答する（上図下）。その後のトリガー信号や報酬が得られたときには、すでに報酬が見積もられているので予測誤差が生じず、ドーパミン細胞も応答しない。

ドーパミン細胞は、線条体や前頭葉に解剖学的に強く投射しているので、ドーパ

