

(続紙 1)

京都大学	博士（ 人間・環境学 ）	氏名	竹 林 美 佳
論文題目	視覚刺激に対する選好性の形成における前頭連合野眼窩部の役割		
（論文内容の要旨） 自然の風景や絵画などを見た時に生じる美的感覚や美的印象が、どのような脳内メカニズムで生じるのかに関する研究が、近年進められている。神経美学と呼ばれる研究分野がそれである。この分野で行われているニューロイメージング研究により、ヒトに様々な絵画などの刺激を見せて美醜の評価を行わせ、その評価を行っている時や、評価の結果美しいと判断された刺激を見ている時の脳活動を計測すると、前頭連合野眼窩部に賦活の見られることが報告されている。また、自然の風景や絵画などで生じる美的感覚や、香りや音楽などで生じる快感情など、社会的報酬と呼ばれる働きがこの領域で担われていることが明らかにされている。一方、別の研究により、眼窩部は、様々な報酬に好ましさなどの情動的評価を与える機能や、異なる報酬間で生じる好ましさの違いなど、報酬としての価値の違いを表象する機能をももっていることが明らかにされている。また、動物を用いた神経生理学的研究では、眼窩部のニューロンが、食物や水分などの一次報酬の予期や出現に関連した活動を示すことや、報酬に対する好ましさの違いを反映する活動を示すことが報告されている。しかしながら、眼窩部のニューロンが、生物学的には報酬としての価値をもたないが、社会的報酬としての価値をもつ絵画などの視覚刺激に対してどのような報酬関連応答を示すのかは明らかではない。そこで本研究では、動物にとっては新規な刺激であり、様々な程度の美的感覚を生じるフラクタル図形を使用し、これに対する選好性の強さの違いを選択行動実験により確定した。同時に、これらの図形に対する眼窩部の応答を解析することにより、視覚刺激に対する選好性の形成における眼窩部の役割を明らかにし、美的感覚の生成や社会的報酬に関わる神経機構を解明しようと試みた。 第1章では、研究の背景と研究の目的を記載した。 第2章では、様々なフラクタル図形に対して動物が選好性の違いを示すかどうかを明らかにする目的で、2頭のニホンザルに二者選択課題を行わせた。30枚の図形を1セットとして合計9セットの刺激群を準備し、図形セットごとにそこに含まれる図形の選好性の序列付けを行った。課題では2枚の図形を左右同時に呈示し、サルが1秒間見続けた図形を選択した図形とみなした。さらに、選択した図形のみを呈示し、最大12秒間それを見続けることができたなら正答とし、各図形の正答率の違いを選好性の違いとした。その結果、全てのセットで図形による正答率に違いが見られ、これをもとに序列を作成することができた。各図形の正答率による序列はセッションを通じて維持され、また、各図形の呈示回数の違いや、図形の組み合わせの違いには依存しないことから、正答率の違いによる序列がサルのフラクタル図形に対する選好性の違いを反映している			

と結論づけられた。

第3章では、視覚刺激に対する選好性の形成における前頭連合野眼窩部の役割を明らかにする目的で、選好性の異なるフラクタル図形に対する眼窩部ニューロンの応答を解析した。行動実験の結果にもとづき、使用したすべての図形セットの中から、正答率の高い図形を20枚、正答率の低い図形を20枚、中間の正答率の図形を30枚選択して使用した。眼窩部から記録した約250個のニューロン活動を解析した結果、17%のニューロンで、図形に対する応答の大きさが、行動実験で得られた選好性の強さの違いにより影響されることが明らかになった。この中には、選好性の高い図形で強い応答を示すポジティブ・ニューロンと、選好性の低い図形で強い応答を示すネガティブ・ニューロンが含まれていた。これらのニューロンの応答の大きさの違いが、図形に含まれている色や形などの視覚的特徴の違いによるものではないこと、また、選好性の異なる図形グループ内の少数の図形に対する顕著な応答によるものでもないことは、各ニューロンのフラクタル図形に対する応答の選択性の検討により明らかになっている。このように、行動実験で明らかになったフラクタル図形に対する選好性の強さの違いが、図形に対する前頭連合野眼窩部ニューロンの応答の違いに反映されていることが明らかになった。

第4章では、総合考察として、行動実験ならびに神経生理実験の結果の考察を行っている。行動実験では、フラクタル図形に対する選好性の強さの違いを選択行動実験により確定することが目的であり、フラクタル図形自体を報酬として使用する必要があったが、水分などの一次報酬を使用せざるを得なかった。美的感覚の生成や社会的報酬に関わる神経機構の解明のためには、一次報酬を使用しない方法の開発が必要であることを指摘している。また、神経生理実験では、視覚刺激の選好性の違いを表象するニューロンの一次報酬への関与の有無、視覚情報と情動情報の統合の仕組みの解明が必要であり、この検討により美的感覚の生成や社会的報酬に関わる神経機構の解明が可能になると説明している。

(論文審査の結果の要旨)

美しい自然の風景や絵画は、それを見ることにより私たちに心地よい気分をもたらす、それによってもう一度見たいという欲求を生じさせる結果、その場所に向かう行動を生み出すことから、報酬としての機能をもつと考えられる。自然の風景や絵画は、食物や水のように生物学的な意味をもつ報酬（一次報酬）ではないにも関わらず、報酬としての効果をもつこと、しかしながら、その報酬としての効果はより社会的な場面で発揮されることから、一次報酬と区別して社会的報酬と呼ばれている。自然の風景や絵画、魅力的な顔などを見た時に生じる美的感覚や美的印象、笑い顔や子供の仕草などを見た時に生じる喜びの感情、あるいは、良い香りを嗅いだ時や、好きな音楽を聞いた時に生じる快い感情など、これらの刺激によって生じるポジティブな感情が社会的報酬としての機能をもつと考えられている。しかし、脳内のどのような情報処理系がポジティブな感情を伴う社会的報酬に関わっているのか、食物や水といった一次報酬に関わる情報処理系が社会的報酬にも関わっているのかなど、社会的報酬に関わる神経機構については未解決の問題が多い。

このような中、神経美学と呼ばれる新しい研究分野が神経科学の中から生まれ、ヒトを対象としたニューロイメージング研究により、美的感覚の生成に関わる脳部位が明らかにされてきている。このような脳部位の一つに、前頭連合野眼窩部がある。この部位に損傷をもつヒトの研究により、この部位が、自身の感情の発現や制御、他人の感情の理解、刺激の好ましさなどのポジティブな感情の生成など、感情の生成や理解に関わることが明らかにされている。また、動物を用いた神経生理学的研究により、この部位のニューロンが、一次報酬の出現や予期に関係した活動や、一次報酬間に現れる好ましさの違いを反映した活動を示すことが明らかにされている。一次報酬そのものに対する情報処理と同時に、好ましさの評価に見られるような、報酬と感情を統合した報酬の情動的評価にも関わっていることが明らかにされている。しかしながら、絵画のような生物学的には意味のない視覚刺激がどのような仕組みで社会的報酬としての価値をもつようになるのか、このような仕組みに前頭連合野眼窩部がどのように関わっているのかは明らかではない。本論文の意義は、様々な視覚刺激を見た時の美的感覚の強さの違いを美的選好性の違いとしてとらえ、各刺激の美的選好性の違いを選択行動実験により確定した後、これらの刺激を用いた神経生理研究により、刺激の選好性形成における前頭連合野眼窩部の役割を明らかにした点にある。

視覚刺激の美的選好性の違いをてがかりにした、社会的報酬に関わる脳内情報処理の仕組みに関する研究と、その仕組みにおける前頭連合野眼窩部の役割に関する研究

において、本論文のもつ学問的意義は、下記の3点に要約することができる。

第1に、様々な程度の美的感覚を生じるフラクタル図形を使用し、図形選択課題における各図形の選択率が異なることから、選択率の違いを美的選好性の違いとみなすことができることを示した点にある。刺激に対する美的感覚の強さや美的選好性の強さは主観的評価に属し、動物が刺激をどのように評価しているのかを客観的に知るのは難しい。しかしながら、同時に呈示した2つの刺激から1つを強制的に選択させる二者選択課題を使用し、そこでの各刺激の選択率を利用することにより、選好性の違いによる刺激の序列を作成することができること、そして、行動実験結果の詳しい解析により、この序列が刺激に対する選好性の強さの違い以外の要因によって形成されているものではないことを明らかにした。

第2に、行動実験で明らかになったフラクタル図形に対する選好性の強さの違いが、図形に対する前頭連合野眼窩部ニューロンの応答の違いに反映されていることを明らかにした点である。これにより、一次報酬に関わる情報処理と同様のメカニズムが、社会的報酬に関わる情報処理でも用いられていることが明らかになった。ヒトを対象にしたニューロイメージング研究では、視覚刺激に対する美的選好性の違いにより前頭連合野眼窩部での賦活の程度が異なることが示されているが、神経生理学的研究では一次報酬を用いた研究が行われているのみで、美的選好性の違いなどの社会的報酬に関する研究はまだ行われておらず、本研究が最初の研究である。

第3に、70枚のフラクタル図形に対する前頭連合野眼窩部ニューロンの応答パターンの解析により、各ニューロンが刺激選択性を示すこと、また、各図形に対して有意な応答を示すニューロンの割合はほぼ等しく、約26%であることを明らかにした点である。脳が様々な情報を表象する方法として、スパース・コーディングという方法が提案されている。これは、どの情報も比較的少数の神経細胞によって表象されているという考え方である。今回どの図形に対しても記録したニューロンの26%程度が有意な応答を示したという結果は、前頭連合野眼窩部でもフラクタル図形のような複雑な視覚刺激がスパース・コーディングを使って表象されていることを示している。

このように、本論文は、社会的報酬に関わる脳内情報処理における前頭連合野眼窩部の役割を明らかにするとともに、前頭連合野眼窩部ニューロンの情報符号化の新しい側面を明らかにした。

以上を総合して、本論文は博士（人間・環境学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成25年2月12日に論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

Webでの即日公開を希望しない場合は、以下に公表可能とする日付を記入すること。

要旨公開可能日： 年 月 日以降