

## PPNと行動発現、報酬機構について

小林 康

大阪大学・基礎工学部・システム科学科・生物工学コース  
大阪大学大学院・生命機能研究科・脳神経工学講座・視覚神経科学研究室  
大阪大学・社会経済研究所・行動経済学研究センター  
ATR 脳情報研究所  
JST さきがけ

脚橋被蓋核 (Pedunculopontine tegmental nucleus, PPN) は脳幹の主要なアセチルコリン性細胞の核であり、脳幹、視床などへ投射し、古くから睡眠覚醒の調節、歩行制御、注意や学習と関係が深いと考えられてきた。また、中脳ドーパミン細胞 (DA neuron) に対して PPN が最も強力な興奮性入力を供給していることから PPN からの興奮性入力、DA neuron における報酬予測誤差信号の生成に重要な役割を果たしていることが示唆される。我々はサルに手がかり刺激で報酬量を予測させるような視覚誘導性サッケード課題を行わせ、PPN のニューロン活動を記録し、報酬予測誤差、報酬による動機付け、視覚情報処理、運動制御に対する PPN のニューロン活動の寄与を調べた。

実験の結果、

- 1) サルに報酬量予告刺激を呈示すると活動が始まり、予測報酬量の大きさによって活動の大きさが変わる、課題終了まで続く持続的な活動と、
- 2) 実際にサルに報酬が与えられると活動が始まり、与えられた報酬量の大きさで大きさが変わる活動が、PPN のそれぞれ独立したニューロン群から得られた。

この結果から脳内報酬予測の更新に必要な、記憶された予測報酬の情報と実際に得られた報酬の情報が、それぞれ分離独立した形でサル脳幹 PPN に表現されているということが明らかになった。したがって、報酬予測誤差計算に PPN が重要な役割を果たしており、さらに DA neuron での報酬予測誤差計算過程に、報酬予測の短期記憶 (ワーキングメモリー) 情報と実報酬情報が関与している (短期記憶された報酬予測情報と実報酬情報が PPN で同時表現され、予測と現実の誤差が計算される) ということが明らかになった。さらに、最近得られた実験結果について紹介したい。

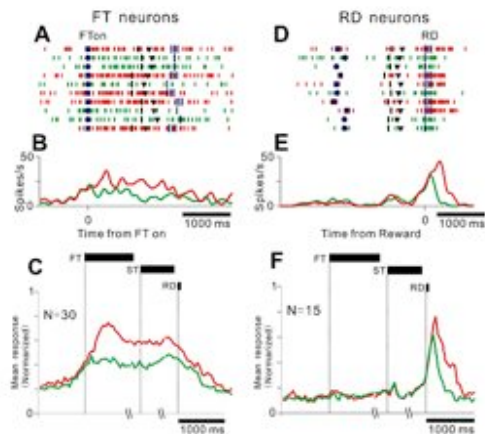


図 PPN で見つかった報酬予測反応と実報酬反応

A-C) 予測報酬量の度合いによって大きさが変わるワーキングメモリー応答。

FT (注視刺激) の属性 (形状や色など) によってサルに報酬量の大小 (赤/小 (緑)) が予告されている。ニューロン活動は予測報酬量の度合いによって大きさが変わる。また、報酬予告刺激が消灯し、報酬予告と無関係なサッケードを行っているときも報酬予測反応は持続されたままである。この応答は報酬が与えられ (RD)、課題が終了するまで持続される。

A, 赤線: 大報酬が予測される試行の活動電位、緑: 小報酬が予測される試行の活動電位 (横軸: 時間、縦軸: 各試行, ■, ● 報酬量予告刺激: ■ 報酬量大 / ● 報酬量小, 黒線: 報酬量と無関係な周辺刺激提示、▼ 報酬量と無関係な周辺刺激に向かうサッケード開始、青線: 与えられた報酬 (大 3 滴、小 1 滴))

B, ラスタグラム (A) を平均したもの。ラスタグラムの時刻は報酬予告刺激 (FT) でそろえてある。

C, 30 個の報酬予測細胞のニューロン活動平均

D-F) 実際に与えられた報酬に対する応答。

サルに実際に報酬が与えられた直後に起こり、与えられた報酬量 (赤/大, 緑/小) に従って大きさが変わるニューロン活動。このニューロン活動は報酬予測反応と違い短時間で終了する。

D, 赤: 大報酬が予測される試行、緑: 小報酬が予測される試行のラスタグラム

E, ラスタグラム (D) を平均したもの。ラスタグラムは報酬が与えられた時刻 (RD) でそろえてある。

F, 15 個の実報酬細胞のニューロン活動平均

FT: 報酬量予告刺激提示 ST: サッケード開始刺激提示 RD: ジュース報酬。

#### 参考文献

Okada K, Toyama K, Inoue Y, Isa T and Kobayashi Y  
Different Pedunculopontine Tegmental Neurons Signal Predicted and Actual Task Rewards.  
The Journal of Neuroscience 2009 29: 4858-4870

小林 康、岡田研一  
大脳基底核の報酬機能—脚橋被蓋核の修飾機構  
神経研究の進歩 2009 61:397-404

Kobayashi Y & Isa T  
Sensory-motor gating and cognitive control by the brainstem cholinergic system.  
Neural Network. 2002 15:731-41

Kobayashi Y, Inoue Y, Yamamoto M, Isa T and Aizawa H  
Contribution of pedunculopontine tegmental nucleus neurons to performance of visually guided saccade tasks in monkeys.  
Journal of Neurophysiology 2002 88:715-31