第５章　情動・動機づけ（ver. 6, last）

小嶋祥三

情動・動機づけ

Ｉ．情動と動機づけ

A. 情動・動機づけの捉え方

情動と動機づけは密接でオーバーラップする不可分な関係にある。ここでは情動を主観的な体験や身体的な表出、その知覚に重心をおいた捉え方をし、動機づけは情動を惹起し行動を駆り立てて、個体や環境に変容をもたらすものとして捉えることとする。

情動は一般にその種類と快･不快 valence と覚醒度 arousal の軸で評価される。動機づけは種類、方向（接近・回避）、強さで表現されることが多い。

情動と動機づけは密接に関連する。例えば、恐れは一般に不快であり、人間はその原因を取り除く、あるいは弱めるように行動する。

B. 情動･動機づけの位置づけ

情動と動機づけは本書で提案した５つの要素のモデルの中で特異な地位を占めている。感覚、運動、記憶の系は認知的制御の系の対象となることが多い。これらの系（例えば、感覚・知覚系）が認知制御系を「制御」することはあっても、一般に一時的である。一方、情動・動機づけの系も制御の対象になるが、認知的制御系は情動、動機づけにより方向づけられ、逆に制御されることも多い。それは人間が生物、動物だからだろう。動物にとって最も重要なことは個体と種の維持である。食欲、性欲などはこのために備わっている。ヒトの主要な関心がこの２点にあることはテレビの番組を見れば理解できる。おいしい食事ができるお店の紹介、恋愛のドラマが多く放送されている。旅の番組は見知らぬ土地への興味とともに、この両方に関係するだろう。

われわれが感情や動機のおもむくままに行動したら、それは非社会的、反社会的な行動になることがあるだろう。われわれはそれらを制御してこの世の中で生きている。しかし、制御が効かず感情や動機の力がそれを凌駕することは珍しくない。犯罪や神経症はそのような例の極端な場合と考えられる。われわれは一般に快を求め不快を避けるように思考、行動する。われわれは快や不快な結果を予測して行動することが多い。予測通りの快の結果が得られたならば、それをもたらした行動や思考を維持する。予測と異なり、望む結果が得られない、あるいは不快な結果になったら、われわれは思考、行動を変更する。このような情動・動機づけの系と認知制御系のインタラクションは一生続く。最近盛んになってきた神経経済学を含む意思決定の脳画像研究は、認知的制御と情動、動機づけの系の間のインタラクションを検討していることになるだろう。

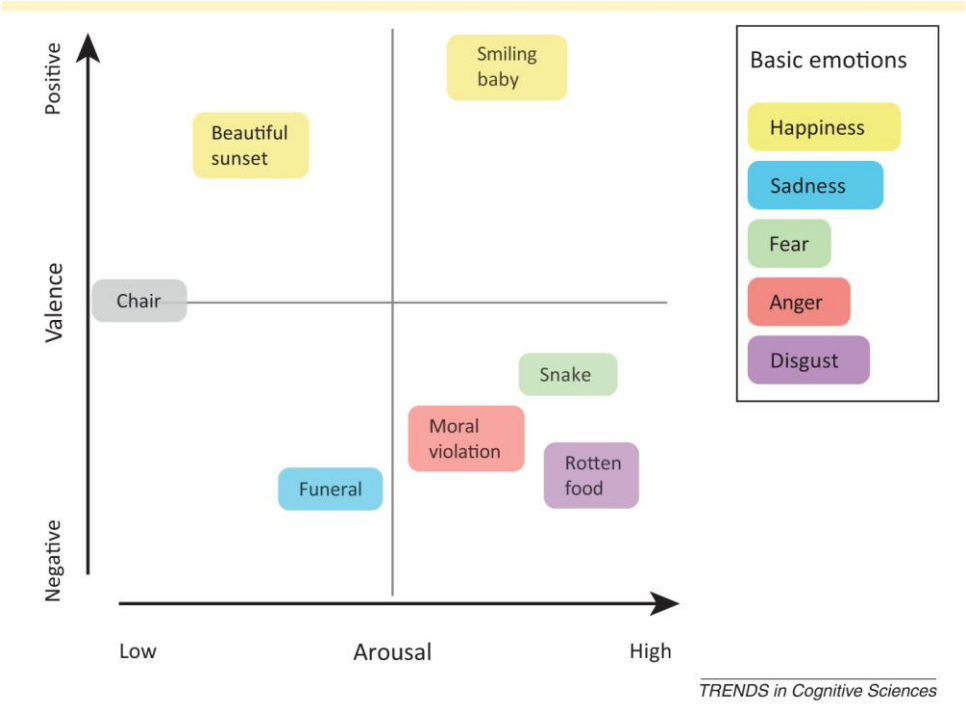
C. 情動の理論など

小嶋祥三

情動については古くから二つの有名な理論があった。ジェームズーランゲ説とキャノンーバード説である。この二説は主観的な情動の経験と身体反応の生起の順序に関して正反対の主張をする。前者は先に身体反応が起こり、その後に主観的な情動経験が生じると考える。後者は先に主観的な情動経験が生起し、その後に（あるいは、同時に）身体反応が起こると主張する。正確ではないが、「逃げるから怖い」と「怖いから逃げる」の対立である。なお、最近の Damasio (1994, 1999, 2003。これらの本は邦訳がある）の考えは前者に近い。

最近の認知神経科学はこの二つの説の主張が両方とも成立することを脳から説明し、統合的な理解を提案した（例えば、LeDoux, 1996 など。新しいところでは、LeDoux, 2012 の総説がある）。すなわち、脳内には情動刺激に大雑把ではあるが素早く反応する回路と、時間をかけて情動刺激を分析する回路があり、前者でジェームズーランゲ説を、後者でキャノンーバード説を説明した。

認知神経科学で行われる情動の研究では、その喚起法として情動的な写真、動画、文章を提示する。情動的な写真では国際情動写真体系 International Affective Picture System, IAPS が利用されることが多い。それらの快・不快、覚醒度の評価には主観的な評定法を用いる。選択反応などの客観的な指標や、皮膚伝導反応 Skin Conductance Response, SCR などの自律神経反応を測定することもある。人の動機づけの研究では金銭を含む賞罰を利用することが多い。



図Ⅴ-1. 各情動を valence と arousal の 2 つの軸上に図示したもの。
Hamann (2012) Trends in Cognitive Sciences, 16:458-466 より

第 5 章　情動・動機づけ（ver. 6, last）

小嶋祥三

ここではまず情動の神経機構について述べる。ここで注意すべきは脳機能画像法でえられる活性が個別的な情動（例えば、恐れ）をあらわすのか、それとも valence や arousal をあらわすのか、という問題である（図Ⅴ-1）。ここでは個別的な情動を中心に述べるが、このような議論があることを忘れてはいけない（詳しくは Hamann, 2012 の総説を参照されたい）。

小嶋祥三

Ⅱ．情動の神経機構

情動の脳研究については表情の研究が多い。ヒトには 6 種類の基本的な表情（情動）があり、それらは民族や文化を越えて共通に存在すると考えられている。喜び、悲しみ、怒り、嫌悪、驚き、恐れである。これとは異なる情動の捉え方として、快・不快（valence）と覚醒度（arousal）の二つの軸を考えることがある。一般に、喜びは快の感情、恐れは不快な感情を伴い、さまざまな覚醒の程度をもつだろう。

A. 基本的な情動の神経機構

1. 恐れ

基本的情動に関して、種類により研究の進展が異なっている。最も多く検討されているのは恐れ（恐怖）だろう。扁桃核に損傷がある患者は、健常の人と比較して、恐れの表情の評定が低いと報告されている（Adolphs et al., 1994）。すなわち、一般には強い怖れと評価される表情をそれほど恐れていないと評価してしまう。この結果は扁桃核が恐れと関係することを示唆しているが、それは脳機能画像で確かめられた。実験ではコンピュータを利用して、平静な顔から典型的な恐れの顔までを段階的に合成する。たとえば、恐れの表情 75%、平静な表情 25%の顔を作成できる。それらの顔を実験参加者に提示し、脳の活性を fMRI などで計測すると、扁桃核に表情の段階と相関する活性がみられた（Morris et al., 1996）。ただし、一般に表情の程度は覚醒度と相関する。100%の恐れ顔は 50%のそれよりも人を強く覚醒させる。したがって、扁桃核は恐れより、覚醒度に関係するのかもしれない。その点を考慮した実験が必要だろう。実際に多くの表情写真が扁桃核を活性化する（Burkland et al., 2007）。最近は恐れの中を分けるようになってきている。たとえば、捕食者に対する恐れ、攻撃的な同種の他個体に対する恐れには扁桃核を含む異なる回路があると考えられている（Gross & Canteras, 2012）。有害な動物に対する恐れと武器の様な人工物に対する恐れに関しても異なる回路があり、扁桃核は主に前者の恐れに関係するという（Yang et al., 2012）。

なお、人種といった社会的な要因を扱った実験もある。問題を含むと実験と思われるが、紹介する。白人に黒人の写真を提示すると、白人の写真では扁桃核の活性が低下するのに対して、黒人の写真では活動が上昇した。人種的偏見の基盤にある神経過程かもしれない。ただし、提示時間を長くして、認知的制御を働きやすくすると、黒人の写真に対する活性は低下している（Cunningham et al., 2004）。恐れには個人差があり、恐怖症という病気もある。これらについては別に述べる。なお、扁桃核の黒人の写真への反応は子供にはみられず、思春期になって現われるという（Telzer et al., 2013a）。また、幼児期に他の人種に接しないことが表情の認知を混乱させ、扁桃核の活性を高めた（Telzer et al., 2013b）。

最近、両側性に扁桃核が損傷した患者に 35%の CO2 を吸入させたところ、恐れだけでなくパニックによる攻撃がみられたという報告がある（Feinstein et al., 2013）。外部刺激に

基づく恐れと、内部刺激による恐れは区別すべきかもしれない。

2. 嫌悪、怒り、悲しみ

次に研究が進んでいるのは嫌悪 disgust である。同じように表情写真を用いた研究では右の島皮質が活性化した（Phillips et al., 1997）。ここでも覚醒度の問題があり、脳磁図を用いた研究は早い活動成分が覚醒度を、遅い成分が不快な嫌悪に関係することを示した（Chen et al., 2009）。島皮質は不快な味に反応するが、嫌悪 disgust は味覚から出た言葉であることは興味深い。なお、嫌悪の嗅覚的経験と他者が同じ経験で示す嫌悪の表情の観察に対する脳の活性は、部分的にオーバーラップするという（Whicker et al., 2003）。これはミラー・ニューロンの問題に関係するが、最近の研究に Kircher et al. (2013) がある。

表情写真による怒りの研究は右の眼窩前頭部と前部帯状回が活性化し、悲しみの表情では左の扁桃核、右の側頭極の活性がみられた（Blair et al., 1999）。これらの研究は主に表情を利用しているが、身体的な手がかりも重要である（Aviezer et al., 2012）。

有害刺激の予期では即時的な反応と持続的な反応が分離できるという。前者は眼窩前頭部など、後者は帯状回中部前方、中脳水道周囲灰白質などである（Grupe et al., 2013）。

B. 複雑な情動

最近、社会（認知）神経科学 social neuroscience と呼ばれる領域が成立し、多くの研究がなされている。そのテーマに関して章を設けるに値するほどの勢いであるが、ここでは社会の場で生じる複雑な情動について述べる。なお、Olson et al. (2013) は社会的認知と前部側頭葉の関係を論じている。参照されたい。また、Stanley & Adolphs (2013) は social neuroscience の現状と今後について論じている。

1. 非難、不賛成 disapproval

非難、不賛成の表情は扁桃核などを活性化するが個人差がある。拒否に対する鋭敏性 rejection sensitivity と正の相関がみられたのは背側の前部帯状回であった（Burkland et al., 2007）。すなわち、鋭敏性が高い人ほど、この領域の活性が強い。逆に負の相関は脳梁膝部下/腹内側前頭前野でみられた。

2. 社会的な排除、人種差別

社会的な排除 social exclusion（無視、社会的な痛み）に対しては、非難、不賛成と同じ背側の前部帯状回が活性化した(Eisenberger et al., 2003)。この領域は身体的な痛みに対しても活性化される領域であり、主観的な苦痛の評定と正の相関を示した。「心の痛み」という表現はしかるべき脳内基盤を持っているようである。なお最近、領域的にはオーバーラップするものの、社会的な痛みと身体的な痛みは分離可能との報告がある（Iannetti et al., 2013; Wagner et al., 2013）。右の腹側前頭前野は苦痛の評定と負の相関を示した。この領

域は身体的、心理的な苦痛を制御する領域と考えられている。また、社会的に排除された人たちは不快な社会的光景に対して、mentalizing に関係する背内側の前頭前野の活性が低下するという報告がなされた（Powers et al., 2013）。情動の認知的制御については別に述べる。

上記の人種差別を含む問題について Masten et al. (2011)は差別される側の脳の活動を問題にしている。黒人の実験参加者は白人によって差別されると、社会的、心的な痛みに関係する背側前部帯状回が活性化し、それは苦痛の評定と正の相関を示した。ただし、その差別を人種差別に帰属させる傾向は内側の前頭前野、吻側の前部帯状回の活動と正の相関を示した。この領域は情動の制御に関係すると考えられている。なお、痛みの領域では逆に負の相関がみられた。最近、Norton et al. (2013) は racial paralysis という新しい規範の脳内機構について検討している。これは異なる人種が含まれる意思決定から身を引く傾向で、黒人に関する固定観念が含まれる時に明瞭になる。例えば、黒人、白人の顔写真が左右に並び、上方に「知的な」、「正直な」といった単語が提示され、単語に相応しいのはどちらの顔か、それとも判断できないかが求められる。判断から身を引く傾向は写真が両方とも白人の場合よりも強まる。その時活性化しているのは社会的行動に関連する腹内側前頭前野、葛藤に関係する前部帯状回、認知制御に関係する背外側前頭前野、抑制に関係する腹外側前頭前野だった。

3. 嫉妬、他人の不幸は蜜の味、自尊感情

Takahashi et al. (2009) は嫉妬や他人の不幸を喜ぶことの神経的な基盤について検討した。われわれは競争社会に生きており、競争相手の成功に嫉妬し、失敗を喜ぶ傾向を持っている。そのような架空の状況を設定して脳の活動を計測したところ、嫉妬では苦痛に関係する背側の前部帯状回が活性化した。一方、競争相手の失敗では腹側線条体（側坐核）が活動した。この領域はいろいろな報酬で活性化する領域であり、「他人の不幸は蜜の味」という表現は脳内表現とよく合う。Frewen et al. (2013) は女性の自尊感情を検討したが、自己関連の正中線領域や側頭頭頂領域が関係していた。これらの活動は個人差があった。

4. 後悔

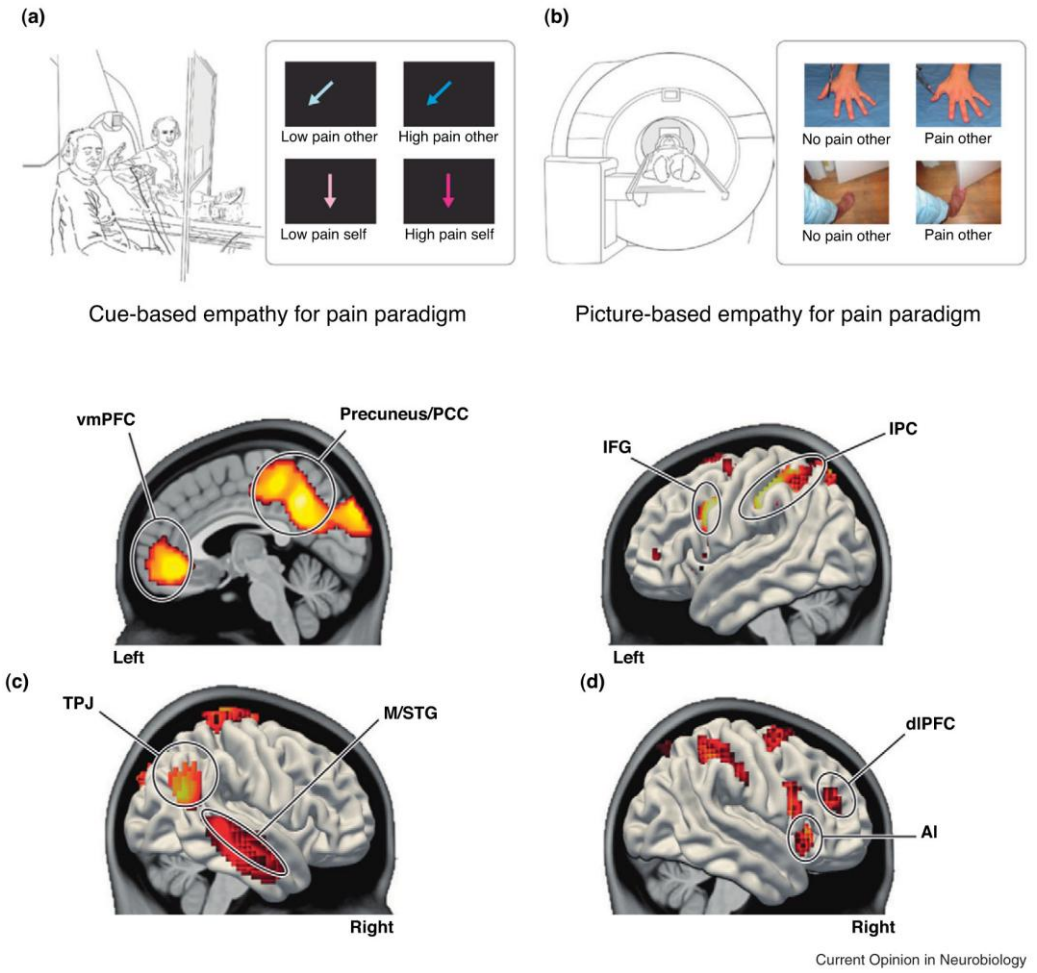
後悔の研究もある（Camille et al., 2004）。眼窩前頭部を損傷した患者の研究であるが、ギャンブル課題で選択しなかった方の結果を提示した。一般に、選択した結果が 1000 円の損失で、しなかった方の結果が 500 円の利得であるならば、反対側を選べばよかったと後悔する。そして、その感情が適切な選択へと導く。ところが、眼窩前頭部の損傷患者はそのような感情が弱く、一攫千金的な危険な選択に固執し、結果として大損をしてしまった。このことから、眼窩前頭部は後悔と関係することが分る。脳画像研究（Coricelli et al., 2005）は後悔の状況で内側の眼窩前頭部、前部帯状回、海馬が活性化することをみた。

同様な損傷を負った有名な Phineas Gage の症例がある。Gage については Damasio et al.

(1994) が詳しく再検討しているので、参照されたい。最近、眼窩前頭部を内側、外側に分けて検討しており、後悔についての反応が異なることを報告している (Levens et al., 2014)。

5. 共感 empathy

Empathy については第 3 章のミラー・ニューロン・システム（MNS）の所で述べた。最近の Engen & Singer (2013) の総説は empathy を MNS の特徴である観察と実行の一致、MNS と ToM/mentalizing の二つの他者理解、それを規定する様々な社会的要因、訓練など認知的制御による変化について要領よくまとめているので、参考にされたい（図Ⅴ-2)。脳損傷の研究によると情動的な共感には前頭前野、眼窩前頭部、前部島皮質、前部帯状回、側頭極、扁桃核、側頭頭頂接合部などが関係する（Leigh et al., 2013)。



図Ⅴ-2. Empathy の脳内機構。(a),(c)は ToM/mentalizing の手続きと脳の活性。(b), (d)は MNS の手続きと脳の活性。Engen & Singer (2013) Current Opinion in Neurobiology, 23:275-282 より

6. モラル

モラルの脳画像研究は神経倫理学 neuroethics の一領域として、多くの研究がある。Greene et al. (2001), Greene & Haidt (2002) はモラル判断において、情動的な面と理性的な面が働くと考えている。そのいずれの面が中心になるかは判断する状況により異なる。その状況に自己が関与する割合が大きい personal と、そうでない非個人的な状況 impersonal に比較して、情動に関係する領野（内側の前頭前野、後部帯状回、角回）の活動が上がる。一方、非個人的な状況では外側前頭前野、頭頂葉の認知制御の系が活性化する。

前頭葉
- 眼窩前頭部－腹内側前頭前野
  - モラル意思決定の情動処理、動機や意図のモニター
- 背外側前頭前野
  - 課題解決。認知的制御
- 前部帯状回
  - モラルの情動面、理性面の葛藤

側頭葉
- 上側頭回、上側頭溝
  - モラル行為の意図性や社会的複雑さの精査
- 側頭葉前部、中部
  - 認知処理、ワーキング・メモリ
- 角回
  - 様々なモラル決定課題での活性
- 側頭頭頂接合部
  - モラルの直感、モラルの手掛かりへの注意
  - 心の理論、信念の帰属
- 海馬
  - 攻撃行動のモニターと制御
- 島皮質
  - 情動処理、不公平の知覚

頭頂葉
- 下、上頭頂葉
  - 認知的制御とワーキング・メモリ

皮質下
- 扁桃核
  - 行為の情動価の判断、モラルの情動の処理
- 視床
  - 協調性、利他性
- 中隔部
  - 共感、利他性
- 尾状核
  - 協調性、利他性
- 側坐核
  - 協調性、利他性、衝動性
- 視床下部後部
  - 衝動と攻撃性の制御
- 視床下核
  - モラル意思決定の葛藤の評価

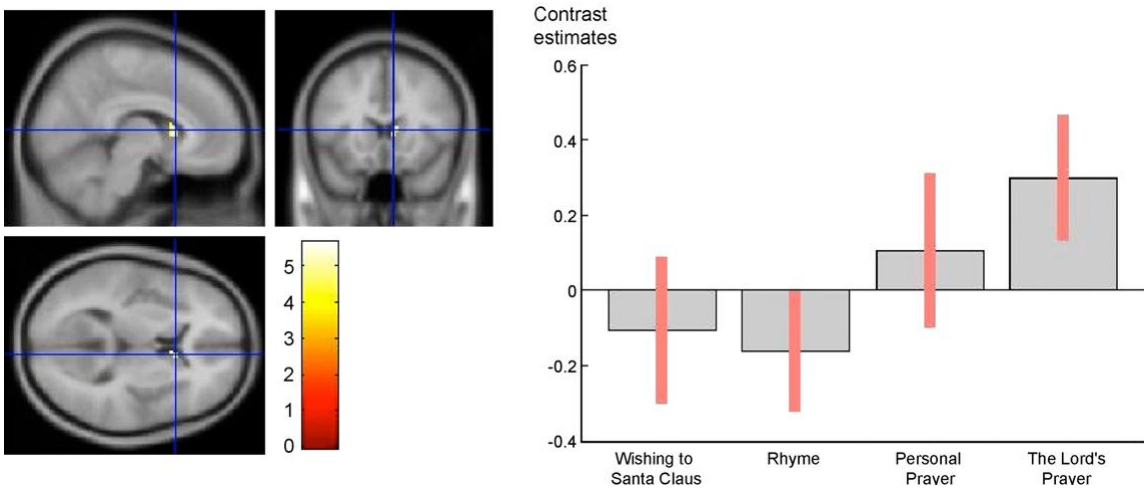
図Ⅴ-3. Fumagalli & Priori (2012) によるモラルに関係する脳領域と機能

モラルには直感的に判断できるものもあるが、時として相反する情動の葛藤を含む判断が難しいものがある。育てるのが面倒なので赤ん坊を殺すことが許されないことは直感的に判断できるが、Greene et al. (2004) があげた次の例はどうだろう。「戦争中に多くの市民が地下室に隠れた。中に赤ん坊がいたが、泣き声で敵に見つかる可能性があった。赤ん坊が泣きだしたので、口をふさいで殺してしまった」。これは許される行為か（utilitarian 判断）、それとも許されないか（non-utilitarian 判断）？ この状況を許されるとする判断時には前頭前野の前方部が、許されないとする判断よりも強く活性化した。このような個人的なモラル逸脱の状況では utilitarian な判断時には認知制御系が働くと考えられる。

Greene らは上記の領域の他に扁桃核、眼窩前頭部、側頭極などを加えた 8 つの領域がモ

ラル判断に働くと考えている。Fumagalli & Priori (2012) も全脳的な視点からモラルについてレヴューしているが、脳機能画像だけでなく損傷の研究も等しく取り上げているので参考になる。図 V-3 にかれらの各脳領域とその役割に関する図を示す。Decety & Cacioppo (2012) は脳波で後部上側頭溝、扁桃核、側頭極、腹内側前頭前野の活性の時間、順序を検討した。その結果、62 ms で後部上側頭溝が行為の意図性の検出を行い、扁桃核－側頭極が 122 ms、腹内側前頭前野が 182 ms で有害な行動の知覚で活性化した。これらの活性はモラル判断の初期の過程を反映し、そこで働く情動の役割を示していると考えられる。モラル関連領域の重要な領域である側頭頭頂接合部と腹内側前頭前野の機能的な分離を示した研究がある（FeldmanHall et al., 2014）。それによると、難しいモラル判断は側頭頭頂接合部の活性を高めるが、腹内側前頭前野や眼窩前頭部の活性を低下させる。一方、やさしいモラル判断は腹内側前頭前野の活性を高めるが、側頭頭頂接合部や背外側前頭前野の活性を低下させた。

なお、モラルに関係する恥と罪に関して、両者に共通する活性領域と独自の領域があること、イメージ生成において活性に性差があることが報告されている（Michl et al., 2014）。社会的判断における自己中心的なバイアスの克服に右の縁上回が関係するとの報告がなされた（Silani et al., 2013）。



図Ｖ-4. 説教を聴いた時の尾状核の活性。本格的な説教（The Lord's Prayer）で最も活性が高い。Schjoedt et al. (2008) Neuroscience Letters, 443:165-168 を改変。

7. 宗教

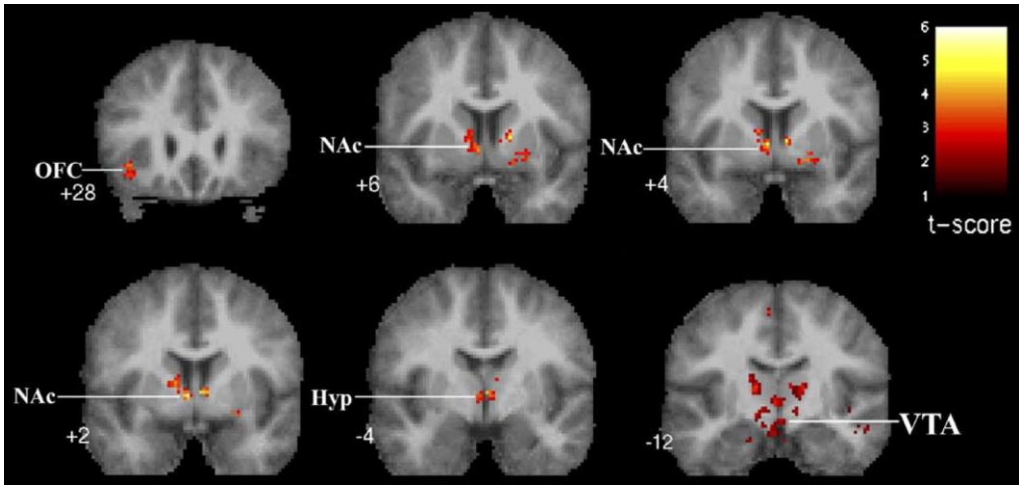
宗教に関係する研究には、宗教を信ずるものが説教を聞いた時に線条体など報酬系が活性化するという報告がある（Schjoedt et al., 2008, 図Ｖ-4）。マルクスは「宗教はアヘンである」と述べたが、誤解をしてほしくないが、脳内過程としては宗教と薬物には共通する面があるかもしれない。また、宗教を信ずるものとそうでないものでは説教に対する脳の

反応が異なる（Schjoedt et al., 2011）。信ずる者は癒され前頭葉の内側、外側の系が抑制される。これは「信ずる者は救われる」という言葉に対応するかもしれない。モラル・ジレンマに対する脳の反応がカソリック教徒と無神論者では異なるという研究がある（Christensen et al., 2014）。

モラルを含む宗教 moralizing religions では、「己が欲しないことを他者にするな」とか「他者からしてほしいことを、他者にもせよ」といった教えが Golden Rule であると考えられる（Baumard & Boyer, 2013）。この Golden Rule の基盤には心の理論、もっと一般的に、自己－他者の関係の理解があるだろう。

8. 芸術

音楽を聞いて鳥肌が立つような感動を覚え、絵画をみて美しいと感ずることはわれわれが日常的に経験することである。Blood et al. (1999)、Blood & Zatorre (2001)、Menon & Levitin (2005)は快い音楽、感動して鳥肌が立つ音楽を聴いた時に腹側被蓋野、腹側線条体、前頭眼窩部の内側部など報酬に関係する領域が活性化することをみた（図Ⅴ-5）。最近、Salimpoor et al. (2013) は初めて聴いた音楽を好きになるかは側坐核の活性で予測可能であることを示した。聴覚皮質、扁桃核、腹内側前頭前野の活性では予測不可能であるが、側坐核との機能結合によりその音楽に対する好みを支えるとした。



図Ⅴ-5. 音楽で感動した時に反応する脳領域。腹側被蓋野 VTA、側坐核 NAc、眼窩前頭部 OFC など報酬系が多い。Menon & Levitin (2005) Neuroimage, 28:175-184 を改変

絵画に関しては Kawabata & Zeki (2004)の研究があるが、美しいと感じる絵は醜いあるいは美醜を感じない絵と比較して、内側の眼窩前頭部が活性化する。魅力的な顔には内側前頭前野、内側眼窩前頭部、後部帯状回が活性化した（O'Doherty et al., 2003）。美男美女の映画スターに人気が集まる脳内基盤だろう。Tsukiura & Cabeza (2011) は容貌の魅力度とモラルの高さを検討したが、それらの評定の高さと内側の眼窩前頭部の活性は相関して

いた。逆に負の相関を示したのは島皮質だった。

9. ユーモア

Vrticka et al. (2013) がユーモアについて神経機構を含め広く論じている。神経機構については認知と情動の二つの要素がある。前者は通常われわれが考えていること（期待）と与えられた刺激の間の不一致の検出とその解決に関わり、側頭-頭頂-後頭接合部を中心にした広い領域が関係する。情動の要素は中脳や大脳のドーパミン系（報酬系）や扁桃核が関係する。

10. 母子関係と社会的な愛着

母親がわが子の写真を見ている時と他人の子の写真を見ている時の脳の活動を比較した研究がある。Leibenluft et al. (2004) はわが子を見た方が扁桃核、島皮質、前部帯状回の周辺部、上側頭溝の後部の活性が高いことを見出した。情動（前 2 領域）や心の理論（後 2 領域）が関係すると考えている。Nitschke et al. (2004) は同様な条件の比較で眼窩前頭部が活性することを見出した。愛着（attachment）に関係する脳の活動と解釈している。

では、乳幼児が自分の母親と見知らぬ母親の笑顔を見たときにはどのような反応が脳にみられるだろうか。Minagawa-Kawai et al. (2009) は NIRS を使ってこの点を検討した。その結果、乳幼児は自分の母親の笑顔を見たときの方に眼窩前頭部の前内側部でより高い活性を示した。

社会的な愛着は母子に限ったものではない。affiliative emotion ともよばれ、社会的な絆や集団の結束、協調の基盤となっている。Moll et al. (2012) は統制条件を設け affiliative emotion を抜き出したが、前脳基底領域のとくに中隔－視床下部領域がこの情動に関係することを見出した。

C. 自律神経反応と意思決定

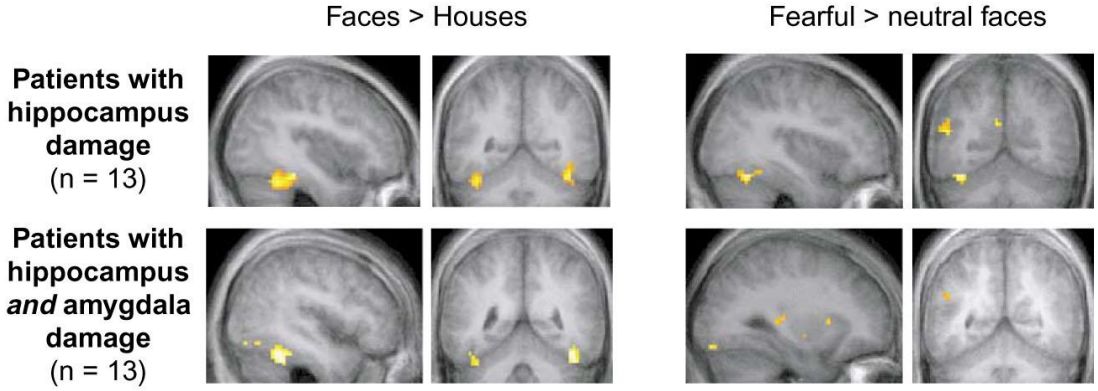
最後に情動によって生じる自律神経反応と意思決定の関わりを検討した実験を紹介しておく。よく計測される自律神経反応は皮膚伝導反応（SCR）や心拍などである。これらはポリグラフの構成要素である。Bechara et al. (1997) はギャンブル課題を健康な人と腹内側の前頭葉に損傷のある人で行わせ、選択の経過と SCR の変化の間の関係を検討した。通常の人は利益は多いが損失はそれを上回る危険な選択を次第に回避し、利益は少ないが損失も少なく結局プラスの利益になる選択を行うようになる。これに対して腹内側前頭前野に損傷のある人は、B.4.の「後悔」の項で紹介したように、目先の利益にひかれて危険な選択を続け、結局大きな損失をこうむる。SCR の変化をみると、通常の人は危険な選択をする時に、安全な選択時に比べて、大きな SCR の反応を示す。一方、損傷のある人は SCR の変化が少なく、安全、危険な選択で差がみられない。興味深いことは、通常の人では、選択が危険であることが明確に認識されていない状況で、SCR の変化は危険な選択時に大

きいことである。つまり、自律性反応が選択を、意思決定を導いている可能性がある。

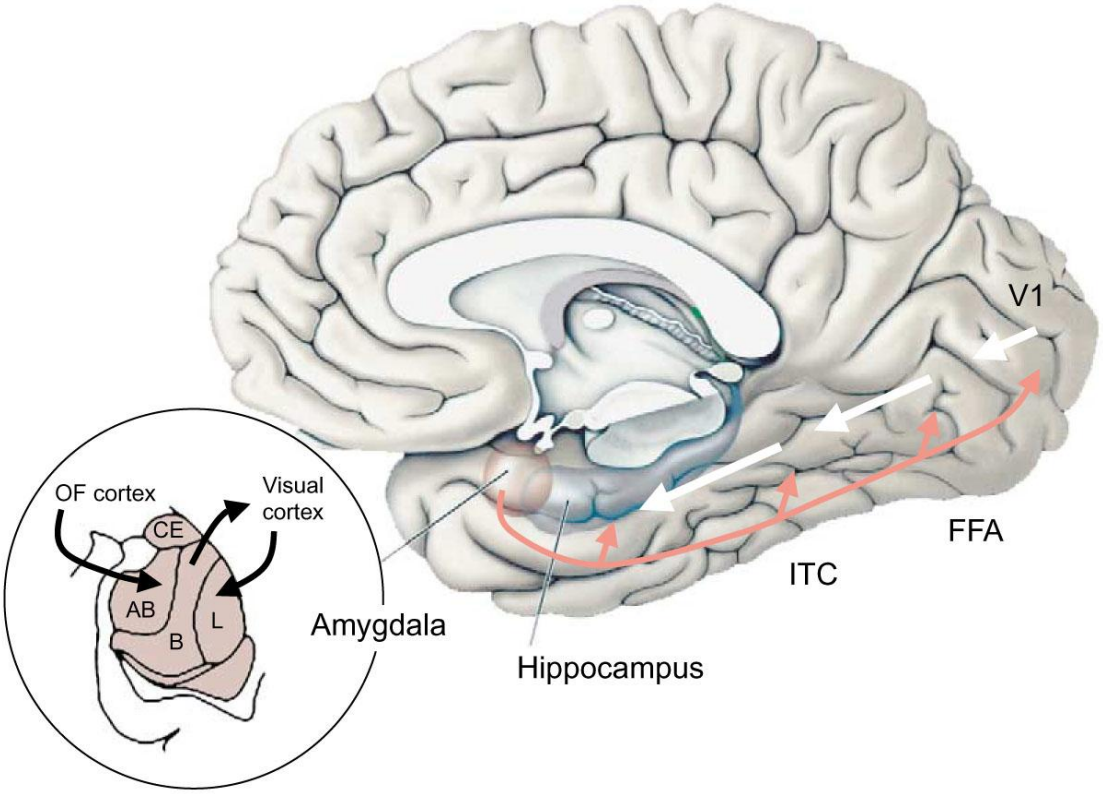
このような somatic marker の考えは Damasio らが主張しているので、かれの著作を参照されたい（Damasio, 1994; 1999; 2003）。この点は、冒頭ＩＢで述べた情動・動機づけの系の特殊な位置に関係し、Ｖ．でさらに大掛かりに論じられる。

Ⅲ．情動刺激への注意と記憶

A. 情動・動機づけと注意



図Ⅴ-6. 扁桃核の損傷（下）で恐れ顔と平静顔の差がなくなる（右）Vuilleumier (2005) Trends in Cognitive Sciences, 9:585-594 より



図Ⅴ-7. 視覚バッファと扁桃核の間の双方向的な連絡。Vuilleumier (2005) Trends in Cognitive Sciences, 9:585-594 より

小嶋祥三

情動的な刺激に意図的、また意図せずに注意が向くのが適応的であることは述べるまでもない。Vuilleumier et al. (2001) は恐怖の表情が平静な顔よりも紡錘状回顔領域を強く活性化することを見ている。これは顔刺激に注意を向けている、いないに関係ない。情動刺激が感覚系を強く活性化することは、その検出や処理の効率を上げる意味で適応的である。Vuilleumier (2005) は総説の中で、このような情動的な注意の効果が扁桃核の損傷により消失することを報告している（図Ⅴ-6）。そして、視覚領野から扁桃核に行くボトム・アップ的な経路、逆に扁桃核から視覚領野に行くトップ・ダウン経路について述べている（図Ⅴ-7）。これは最初に述べた 5 つの系のモデル（図Ⅰ-2）の感覚・知覚系と情動・動機づけの系の間の双方向的連絡の解剖学的な基盤の一つだろう。この点に関連して、Miyahara et al. (2013) は殺人者と通常の人の写真を見せ、評定と脳の活性を検討した。評定では殺人者の方が恐れの得点が高かったが、扁桃核は両刺激で活性化し、両者に差がみられなかった。しかし、左の扁桃核と側頭、後頭の顔関連領域との機能結合は恐れの評定と相関していた。Furl et al. (2013) は恐れの表情の静止画は顔領域 FFA で、動画は hMT+/V5, 上側頭溝 STS で sensitive であること、それは扁桃核との機能結合によることを示した。本書で主張しているように、ネットワークで考えることが有効と思われる。なお、視覚皮質の損傷による視覚障害者の扁桃核が他者の視線で活性化するという報告がある（Burra et al., 2013）。この結果は健常者でみられているので（Kawashima et al., 1999）、blindsight の一種と思われる。

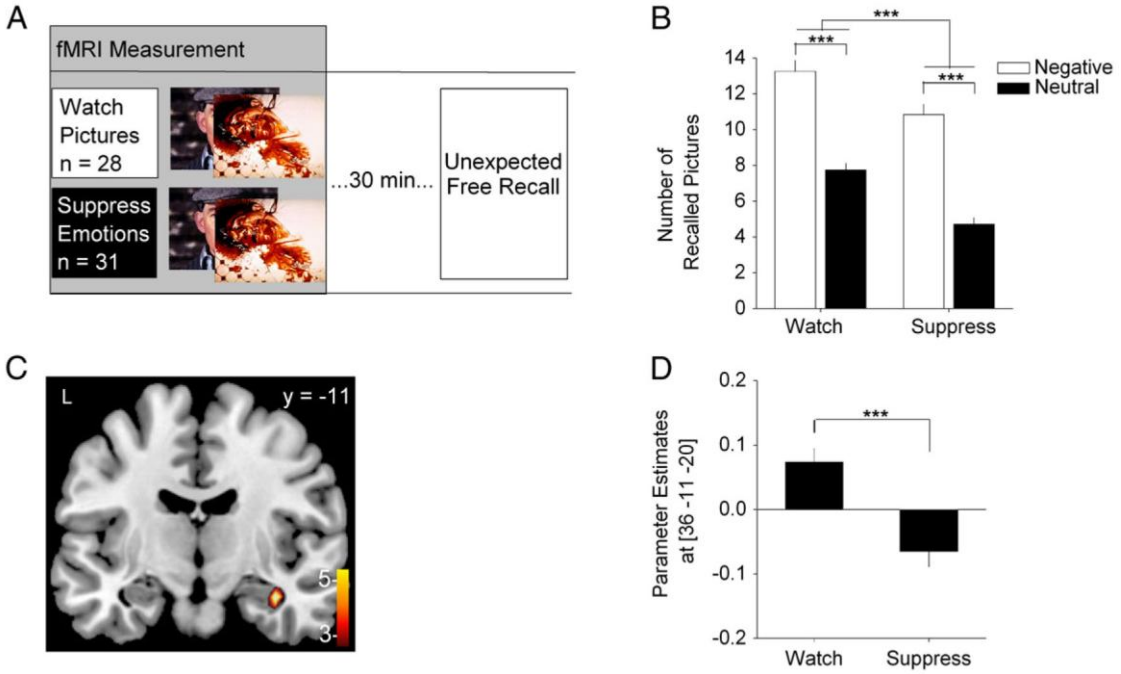
以上、扁桃核が中心的な役割を果たすと考えられるが、Edmiston et al. (2013) は扁桃核の損傷が、情動刺激に対して健常者と変わりのない脳の活性を起こすことから、他の脳領域の役割も重視すべきと主張していることを付記する。また、動機づけが注意に影響をもつのも当然である。空腹な人間は食物やそれに関連した刺激に注意が向き、効率的で適応的な処理がなされるだろう（Peck et al., 2009; Serences & Saproo, 2010 など）。なお、Zikopoulos & Barbas (2012) はサルの研究から、視床の網様核を中心にした包括的な情動と注意のモデルを提案している。参考にされたい。

B. 情動・動機づけと記憶

注意をひく刺激は記憶に残りやすい。一般に、情動的な刺激は注意をひきよく記憶される。動機づけに関連する刺激は賞、罰として記憶の形成に関係することは効果の法則、強化の法則として行動主義心理学が主張してきたことである。情動的な記憶として Dolcos et al. (2004) の扁桃核と海馬含む内側側頭葉の研究がある。かれらは事後記憶効果を利用して、情動刺激と中性刺激とこれらの領域の関わりを検討した。その結果、扁桃核、嗅内皮質、海馬では情動刺激で大きな事後記憶効果がみられた。扁桃核が海馬とともに情動刺激の記憶に大きくかかわっていることを示している。Sergerie et al. (2006) は扁桃核が情動刺激の記銘にも想起にも関わるが、ラテラリティがあると報告しているが、今後も検討が必要

だろう。Cahill & McGaugh (1998), Hamann (2001) などの情動記憶の総説は、扁桃核がそれに大きくかかわることを述べている。

最近、Binder et al. (2012) が情動と記憶のインタラクションを検討している。一般に、情動的な事態で情動を抑圧すると記憶にマイナスの影響がでる。正しく想起された刺激で抑圧のあり、なしの群比較を行うと、抑圧した群で右海馬の活性が低下していた（図Ⅴ-8）。そして海馬と右背外側前頭前野の機能的結合が抑圧で低下しており、この低下は自由再生の成績を予測するという。

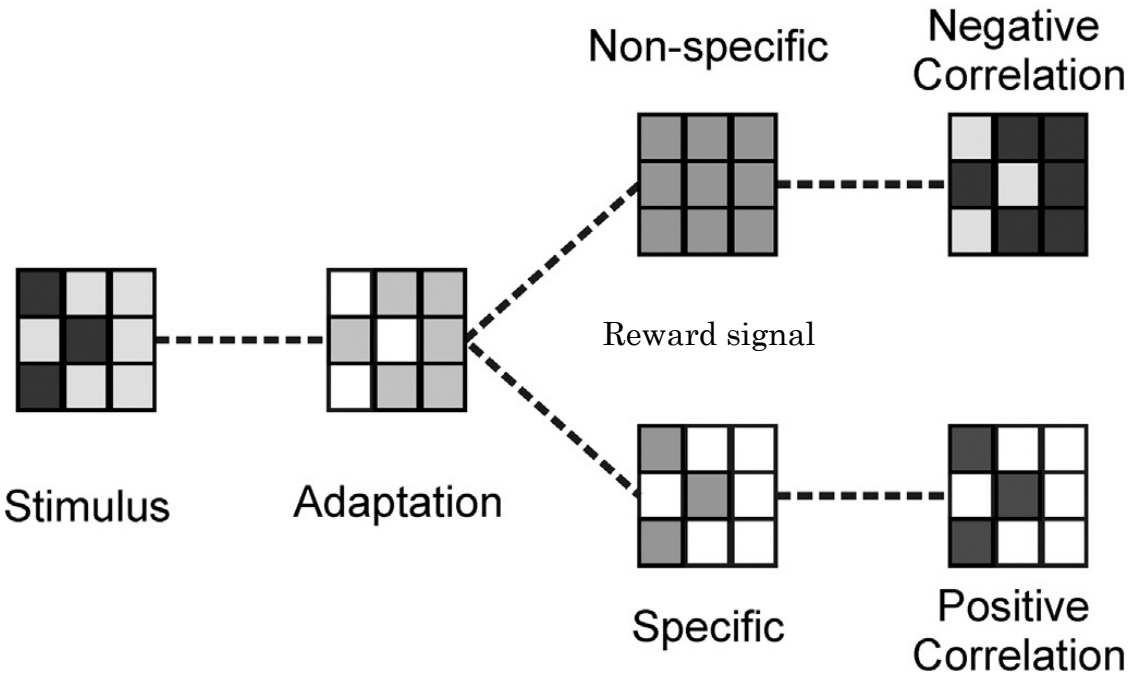


図Ⅴ-8. 記憶に対する抑圧の影響。A: 手続き、B: 記憶の成績、C, D: 右海馬は抑圧で活性が低下する。Binder et al. (2012) Neuroimage, 63:525-532 より

一方、Wolosin et al. (2012) が動機づけと記憶の関係を報酬量を変化させて検討している。報酬と記憶の関係は、記憶というタームを使用しないが、効果の法則や強化の法則で行動主義心理学が長年にわたり検討してきた問題である。しかし、海馬など記憶関連の領域の研究は多くない。Wolosin らによると、報酬に関連する中脳のドーパミンの核である腹側被蓋野（VTN）と黒質（SN）と内側側頭葉の関係で、報酬の持つ記憶への促進的な影響が実現する。とくに、海馬傍回（PHC）と海馬の下位領域である歯状回/CA2,3 と VTN/SN の機能結合が重要な役割を果たす。なお、報酬や現在もっとも研究が盛んな強化学習に関しては以下に述べる。記憶と海馬に関しては第 4 章を参照ください。

知覚学習に関しては第 2 章で逆階層説にからめて簡単にふれたにすぎない。最近、

FitzGerald et al. (2013) は学習すべき刺激を処理するニューロンと報酬を知らせるシグナルの処理との関係を検討している。すなわち、報酬シグナルは問題となる刺激を処理しているニューロン群を選択的に活性化するのか、それとも非選択的に活性化するのか。この 2 つの仮説を図示したものが図Ⅴ-9 である。結果は図の上の非選択的な活性を示した。



図Ⅴ-9. 知覚学習における報酬シグナルの機能。色が濃いほど活性が強い。
FitzGerald et al. (2013) Neuroimage, 83:329-334 より。

小嶋祥三

Ⅳ．動機づけ－賞罰

情動も動機づけも生命維持、個体の保存にかかわるので、脳幹部など脳の深部に起源をもつ。動機づけは行動の変容とかかわるので、報酬や罰に関係する脳領域が問題とされる。脳機能画像研究は認知心理学と関連することが多かったが、この領域は行動心理学とのかかわりが強い。行動主義心理学の一部には脳研究との関連づけを拒否する傾向があるが、無用なことで、残念に思う。

ここでは報酬（賞）罰という言葉を使うが、行動主義の心理学、特に実験的行動分析の強化の考えを説明しておく。強化には正の強化と負の強化がある。自発した反応オペラントに、空腹な動物にとってのエサ（報酬）のような刺激が後続し、そのオペラントの出現確率を増加させる場合を正の強化といい、エサなどを正の強化刺激という。一方、オペラントに、電気ショックなどの有害刺激の停止が後続し、やはりオペラントの出現確率を増加させる場合が負の強化である。オペラント反応に有害刺激が随伴し、反応の出現確率が低下するのが罰である。オペラント反応でそれまで後続していた報酬が停止するのも一種の罰であるが、消去と呼ばれる。

なお、この領域は研究が最も盛んでおびただしい論文が公表されており、多くの事実が報告されている段階である。まとめるには時期尚早で、消化不良、羅列気味であることをお断りしておく。

A. 報酬（賞）と罰の予測

報酬は中脳被蓋野や黒質などのドーパミンの核が問題になっている（Schultz, 2002; Wise, 2002; Haber & Knutson, 2010）。この領域は電気刺激が報酬となる脳内自己刺激の系と重なる。ただし、これらの領域と報酬との関係は、報酬が与えられれば活性化するというような単純なものではない。報酬の予測性が問題で、予測された報酬には応答せず、報酬を予告する刺激に応答するようになる。学習が進むと、古典的条件づけにおける条件刺激、道具的条件づけにおける弁別刺激に応答し、無条件刺激や強化刺激（報酬）には応答しなくなる。なお、予期せずに与えられた報酬にも応答する。一方、予期された報酬が与えられない時には活動が抑制される。

罰に関しては、中脳水道周囲灰白質、手綱核が注目されている（Hikosaka, 2010; Johansen et al., 2010）。Hikosaka (2010) はサル手綱核のニューロンが予期した報酬がない一種の罰で活動し、報酬では活動が抑制されるのをみた。これは黒質のニューロンと反対の活動である。手綱核は縫線核のセロトニン・ニューロン、中脳被蓋野、黒質のドーパミン・ニューロンに影響を与え、行動の抑制に関与すると考えられている。一方、Johansen et al. (2010) は恐れの条件づけにおいて扁桃核への無条件刺激（電撃）の入力を検討した。そして中脳水道周囲灰白質からの入力が重要であることを明らかにした。中脳水道周囲灰白質のニューロンは電撃に応答する。報酬と同じように予期は活動の重要な要素で、予期

される場合は活動が落ちるニューロンが存在した。手綱核と腹側被蓋野の相互抑制的な関係についてはラットの Stamatakis et al. (2013) が参考になる。この結果は強化学習における報酬予測誤差などと一致するので、計算論と脳研究の共同的研究が進んだ。

B. 強化学習

計算論では報酬と運動が重なる領域である大脳基底核（線条体）に注目する。その点については後に述べ、ここでは計算論の主張と関連する脳機能画像研究を簡単に紹介しておく。強化学習では将来の報酬を含め最大の報酬を獲得する行動の制御を目指す。そこで重要な役割を演じるのが報酬の予測で、予測と実際に得た報酬との差で行動を評価する。この報酬予測誤差は脳内の実質的な報酬とみなされる。線条体には報酬予測にかかわるクリティックと行動の選択にかかわるアクターがあると考えられている。

この点は古典的条件づけと道具的条件づけの違いに関係する。古典的条件づけでは反応は刺激によって引き起こされる（elicit）ので、アクターへの関与は低い。一方、道具的条件づけでは反応を自発させる（emit）のでアクターの役割は大きくなる。O'Doherty et al. (2004) はこの点を検討し、背側線条体（尾状核）が道具的条件づけでのみ報酬予測誤差の反応を示し、腹側線条体（側坐核）は両者の条件づけで反応することを示した。この結果から、クリティックは腹側、アクターは背側線条体にあると考えている。また、Knutson et al. (2001) が報告しているように、尾状核は賞罰両方に反応するのに対し、側坐核は賞のみに反応するのもこの観点から理解できる。最近発表された Liljeholm & O'Doherty (2012) による線条体の機能についての総説は参考になる。

なお、強化学習では説明できない現象が報告されており、それらを説明する新しい挑戦が European Journal of Neuroscience 誌（35 巻 7 号）の特集として紹介されている。O'Doherty (2012) が提起したのは、行為選択における二つのメカニズム（目標指向メカニズム goal directed mechanism と習慣駆動の刺激－反応メカニズム habit-driven stimulus-response mechanism）の理解と、dopamine による説明が困難な事実などである。さらに詳しく現状を知りたい場合は参照されたい。ここでは強化学習などの計算論にとらわれずに、報酬や罰そのものや、それらと結びついた刺激に対する脳の反応を紹介する。

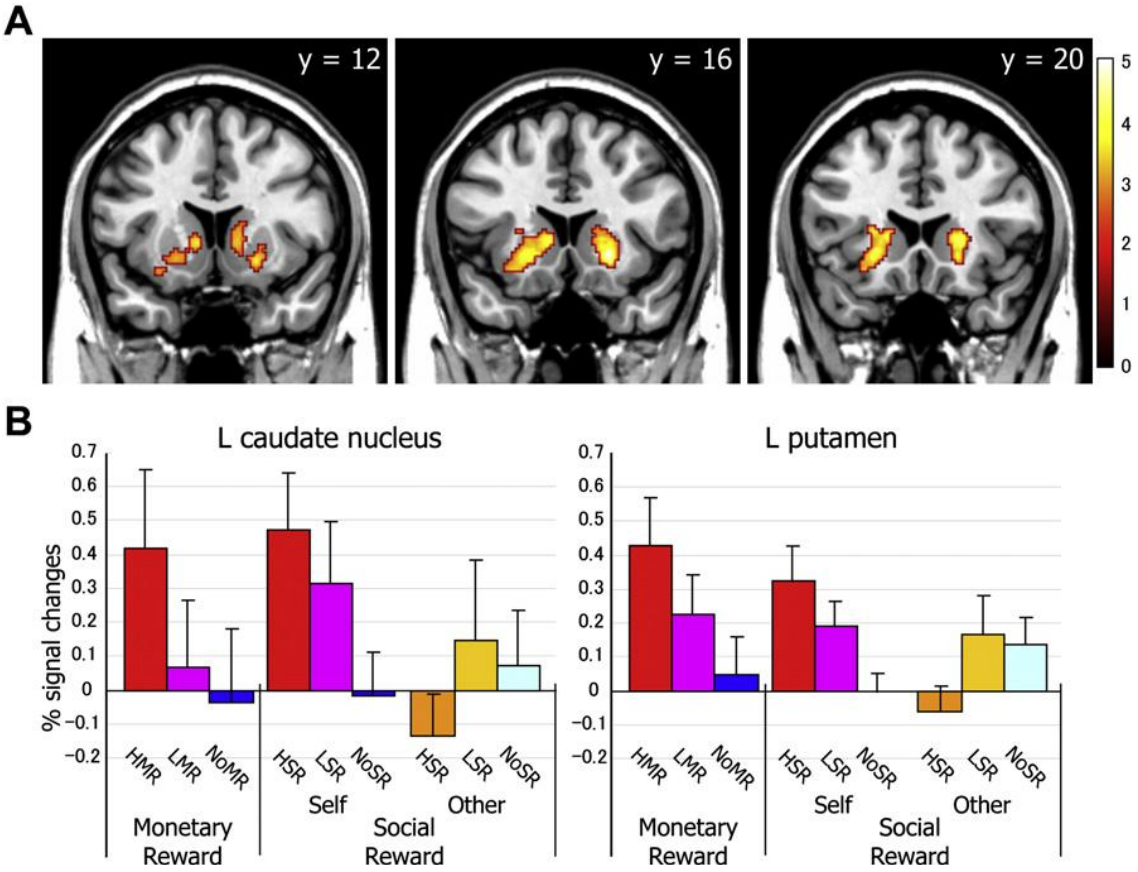
C. さまざまな報酬

賞や罰に応答する脳幹部のニューロンが、学習により、条件刺激（古典的条件づけ）や弁別刺激（道具的条件づけ）に応答するようになることは、脳内の賞罰の系が様々な報酬により活性化することを示唆する。

まず、食物などの一次的な報酬について、O'Doherty et al. (2002) は報酬となる甘味と報酬とならない塩味を用いて、脳内の反応を検討した。その結果、腹側被蓋野、黒質、視床下部、背側線条体、腹側線条体、扁桃核、眼窩前頭部が甘味の予期に反応した。これらは脳内の報酬系を形成していると思われる。

小嶋祥三

報酬そのものよりはそれに関連する刺激に応答するので、金銭その他の一次的報酬以外の多くの報酬が報酬系に活性を引き起こす。金銭的報酬と社会的報酬（よい評判を得ること）はともに尾状核や被殻などの線条体を活性化した（Izuma et al., 2008；図Ⅴ-10）。寄付行為が腹側線条体を活性化させる（Izuma et al., 2010）。金銭的報酬とエロティックな報酬は眼窩前頭部を活性化したが、前方では金銭的、後方や内側部ではエロティックな報酬に反応した。前方では高次、後方ではより基本的な報酬という前後軸は、後で述べるように、前頭前野の外側部の認知制御系にもみられている。扁桃核もエロティックな報酬に反応した（Sescousse et al., 2010）。魅力的な顔は前頭前野の腹内側部、内側眼窩前頭部を活性化させた（O'Dorherty et al., 2003）。



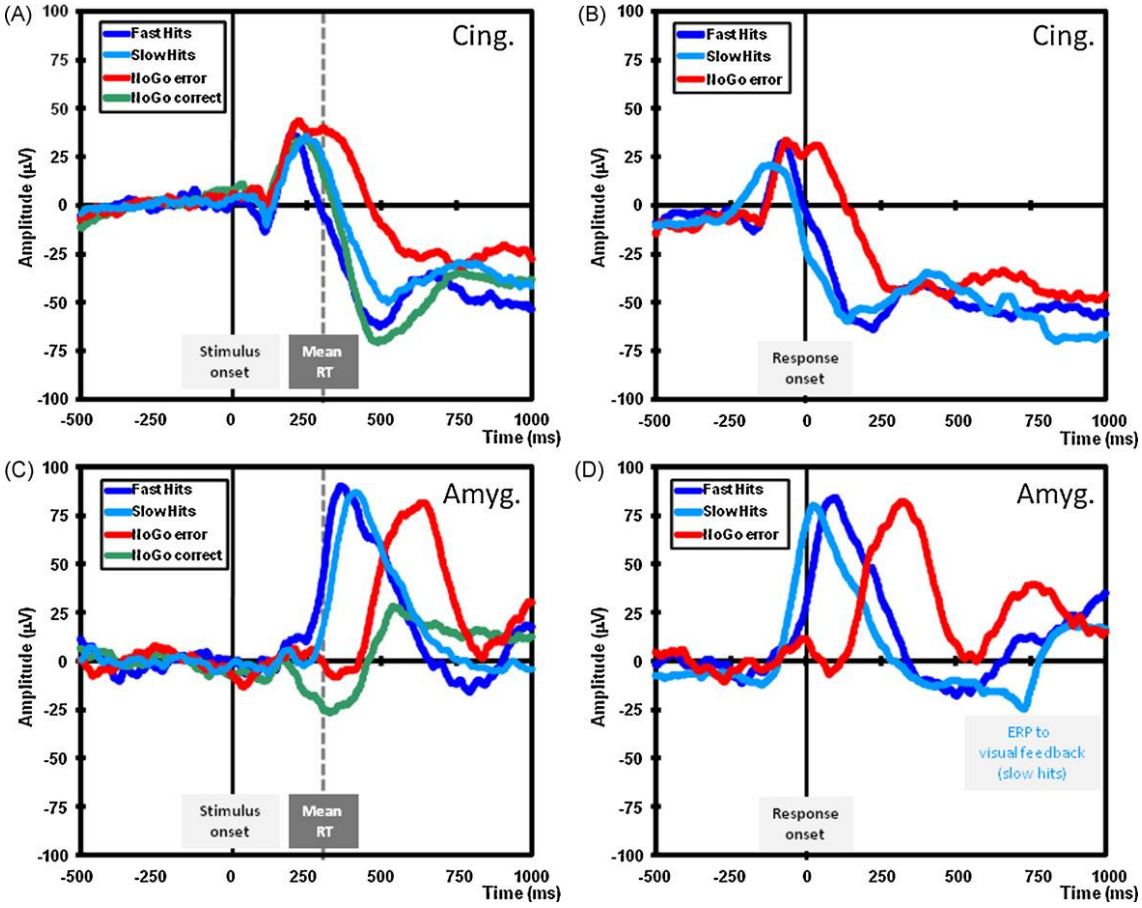
図Ⅴ-10. 左尾状核と被殻での金銭的報酬と社会的報酬に対する活性。MR: 金銭的報酬、SR: 社会的報酬。H, L, No: 報酬のレベルが高、低、無。Self, Other: 報酬を受ける者。Izuma et al. (2008) Neuron, 58:284-294 より引用。

母子関係、絵画、音楽が報酬関連領野を活性化することはすでに述べた。テレビのゲーム番組が好まれるのは、番組の出演者と自己を重ね合わせることから代理性強化が働き、それは腹側線条体を活性化させる（Mobbs et al., 2009）。このほか、政治的に同じ意見に扁

桃核、腹側被殻が（Gozzi et al., 2010）、共同注視で腹側線条体や内側前頭前野が活性化する（Schilbach et al., 2010）。いろいろな社会的関係が報酬系により維持されていることを示している。

D. さまざまな罰

誤反応（エラー）は独立した領域として、事象関連電位による研究が盛んに行われていた（たとえば、Gehring et al., 1993）。前部帯状回を含む前頭葉の内側面が発生源と考えられるエラー関連負電位の研究である。最近 Pourtois et al. (2010) は電極を前部帯状回と扁桃核に直接挿入し、Go/No-Go 課題でエラーが出やすい No-Go エラー時の活動を記録した。前部帯状回では正反応と同じ 250ms 程度の早い潜時、しかし持続が長い電位を記録した。一方、扁桃核では 500ms を越えるゆっくりした電位を記録している（図Ⅴ-11）。



図Ⅴ-11. 前部帯状回（Cing）と扁桃核（Amyg）に挿入された電極で記録された Go/No-Go 課題遂行時の事象関連電位。左は刺激の開始、右は反応の開始に合わせて加算したもの。Go 試行で反応が遅い場合、No-Go 試行で反応してしまった場合にエラーのフィードバックを与えた。Pourtois et al. (2010) Neuropsychologia, 48:1144-1159 より引用。

fMRI による研究では Carter et al.（1998）による AX 法の連続実行課題 continuous performance test の研究がある。かれらはこれまでの研究と一致して、エラーが正反応よりも前部帯状回を強く活性化させるのをみた。しかし、エラーが出現しやすい条件下ではそうでない条件よりも前部帯状回を活性化させた。この結果は正反応の脳活動に基づいているので、エラーは含まれていない。その結果、前部帯状回はエラーよりも葛藤 conflict に関連すると考えている。最近、Ham et al.（2013）はエラーなど行動的に salient な事象を受容する saliency network を考え、背側の前部帯状回、左右の前部島皮質を重要な node とした。エラーは右の前部島皮質から入りこのネットワークを駆動すると考えている。

ギャンブル課題における後悔についてはすでに述べた。

E. 賞と罰の同時検討

賞と罰を同時に扱う研究も多い。Knutson et al.（2001）は金銭的な賞罰と線条体の関係を検討したが、側坐核は報酬（賞）のみに活性化したが、尾状核は賞罰の両者に応答した。尾状核が行動選択にかかわるアクターであるとする考えと整合的な結果である。de Burijn et al.（2009）は協力、競合の事態で、エラーと報酬の効果を検討した。エラーは事態に関係なく、また自他に関係なく前部帯状回を含む内側の前頭前野を活性化させた。報酬に関しては側坐核が活性化したが、協力事態では自他に関係なく活性化し、競合事態では自己に対する報酬では活性化が強いが、相手への報酬で活性が減少し、むしろエラーでより強い活性がみられた。これはすでに述べた「他人の不幸は蜜の味」的な活動だろう。

逆転学習は賞と罰の両方の結果が得られやすい課題なので、同時検討でしばしば利用される。同じ刺激が報酬、罰を与えるので、刺激面の変化を考慮しなくてもよい。ただし、報酬、罰は 100%ではなく確率的であることが多い。O'Doherty et al.（2001）は眼窩前頭部の内側部が報酬、外側部が罰（無報酬）で活性化することを報告している。

F. 正負の強化

16 ページで説明したが、実験的行動分析で正負の強化はいずれもオペラントの自発率を増大させる。この両方の強化が同じ脳内メカニズムによるのかを検討することは興味深い。正の強化は多くの研究があるが、負の強化の研究は多くない。Kim et al.（2006）は報酬で活性化する内側眼窩前頭部が有害刺激の回避でも活性化することを報告した。Levita et al.（2012), Kohls et al.（2013）も有害刺激からの回避が報酬に関係する側坐核を活性化するのをみた。なお、有害刺激に近づかない受動的回避（罰の効果）は側坐核を抑制するという。Balilki et al.（2013）は側坐核の core と shell で賞、罰への反応が異なり、構造的、機能的結合も異なるという。今後、さらなる研究が必要だろう。以上はヒトの研究だが、ラットで有害刺激の除去が腹側被蓋野のドーパミン・ニューロンを活性化し、側坐核のドーパミン放出を増加させた（Navratilova et al., 2012）。これらの結果は正負の強化が報酬系の活性化という共通の脳内過程により支えられている可能性を示唆する。しかし、最近のマウ

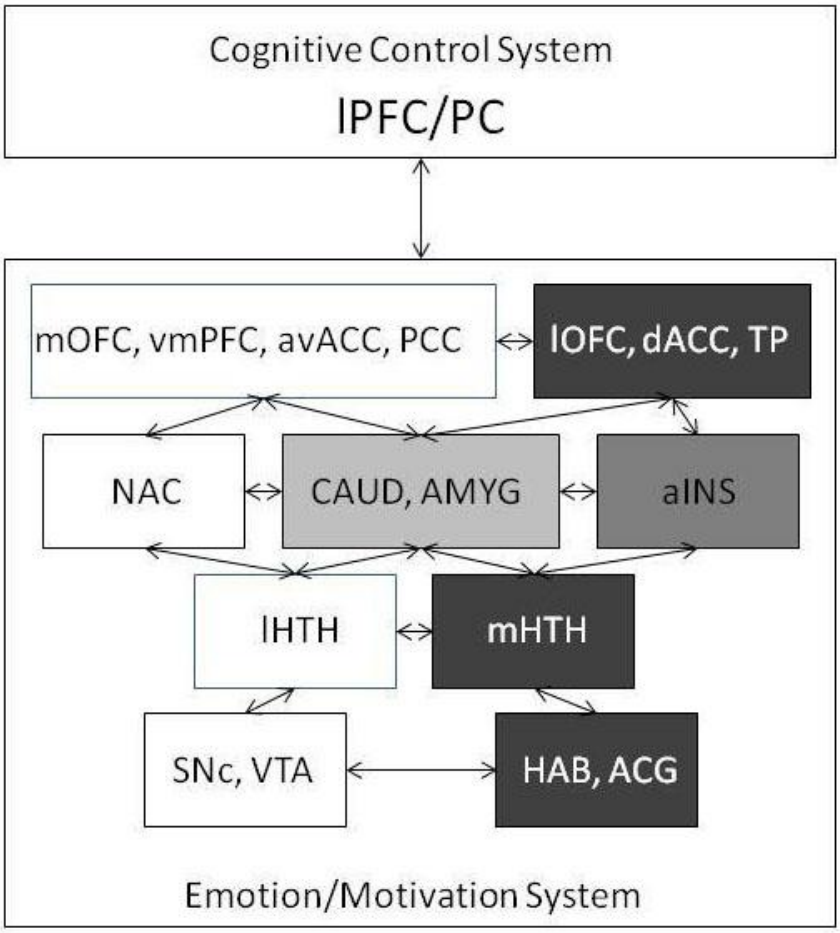
スによる詳細な研究は二つの強化が分離可能なことを示した（Hikida et al., 2013）。

G. まとめ

1. 情動と動機づけ（賞罰）の統合と神経系

動機づけ、情動には当然脳幹部、大脳基底核（線条体）、大脳辺縁系の扁桃核、さらには島皮質、眼窩前頭部、前部帯状回、内側前頭前野が関与し、両者の統合が行われる。

眼窩前頭部も情動・動機づけに関係するが、内側部は賞、外側部は罰に関係する（Kringelbach, 2005）。罰の結果に基づいて行動を変更するときには、変更しない時に比べて、外側部がより活性化する。この結果も情動・動機づけの系が認知的制御の系を方向づけた結果だろう。この点については次に紹介する。

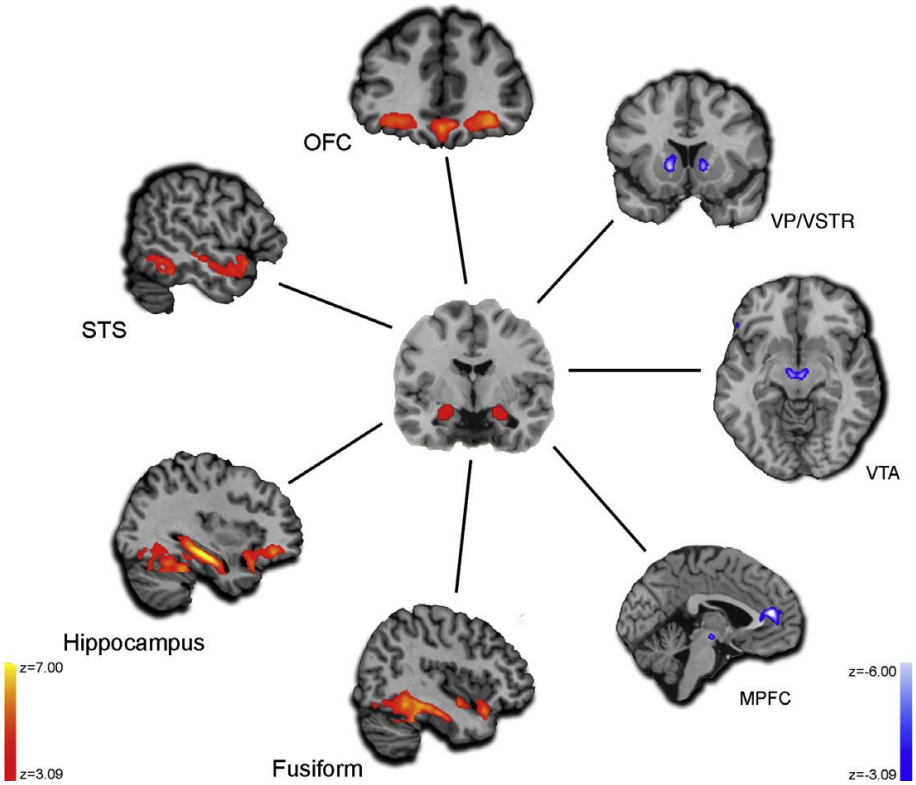


図Ⅴ-12. 情動・動機づけの神経系のまとめ

OFC:眼窩前頭部、PFC:前頭前野、ACC:前部帯状回、PCC:後部帯状回、TP:側頭極、NAC:側坐核、CAUD:尾状核、AMYG:扁桃核、INS:島皮質、HTH:視床下部、SNc:黒質緻密部、VTA:腹側被蓋野、HAB:手綱核、ACG:中脳水道周囲灰白質

M:内側、v:腹側、a:前部、l:外側、d:背側

Fujiwara et al. (2009) は前部および後部帯状回と報酬、罰に関係する領域を検討したが、それと快、不快の情動がどのような関係にあるかをメタ分析的に調べた。その結果、報酬が関係する領域は帯状回の前部と後部に分かれており、罰は帯状回の中央部が関係していた。一方、情動の多くの研究では、快である幸せな情動は帯状回の前方と後方を活性化し、怒り、悲しみ、恐れなどの不快な情動は帯状回の中央を活性化した。すなわち、帯状回でも報酬と快、罰と不快な情動は領域的にオーバーラップしていた。このようなオーバーラップは中脳水道周囲灰白質（PAG）でもみられ、痛みと不快な写真に対する情動がオーバーラップする領域がある（Buhl et al., 2013）。



図Ⅴ-13. 扁桃核（中央）と正の機能結合を示す領域（赤）と負の機能結合を示す領域（青）。OFC:眼窩前頭部、STS:上側頭溝、VP/VSTR:腹側淡蒼球、腹側線条体、VTA:腹側被蓋野、MPFC:内側前頭前野。Satterthwaite et al. (2011) Brain and Cognition, 76:353-363 より。

図Ⅴ-12 に情動・動機づけの系をまとめておく。各レベルで左側がより快の情動や報酬に、右側が不快な情動、罰に関係するが、上方に行くにしたがって区別は不明確になり、正確でないことをお断りしておく。色が濃いいほど不快な情動や罰に関係するが、正負、賞罰両方の情動・動機づけに関係する領域も多い。最近の Volman et al. (2013) の総説は、腹側被蓋野、側坐核などが賞罰両方に関係することを紹介している。この図は単純化されており、いずれ書き直さなければならないだろう。また、たとえば線条体から直接に認知制

御系に影響を与える系があり、かならず眼窩前頭部や前部帯状回を介さなければならないことではないだろう。系内の領域間の解剖学的、機能的な双方向の結合が意思決定や、後に述べるが、性格などの行動傾向に関係するという研究は数多くある（例えば、新しいところでは Park et al., 2011, Satterthwaite et al., 2011（図Ⅴ-13）、ニューラルネットによる Pauli et al. 2012 など）。それらは図Ⅴ-12 で示した矢印の実体である。

2. 情動・動機づけ系内の関係

情動・動機づけの系内の領域の機能的な違いについてはほとんど述べなかった。以下にいくつかの研究を紹介する。今後、多くの研究がなされることが予想されるので、中間報告である。視床下部の電気刺激により誘発される怒りが見せかけの怒り sham rage と考えられており、ヒトでいえば、主観的な体験を含んでいないと思われる。上位の脳領域を含むにしたがって、主観的な体験を伴う情動・動機づけの表出になるのだろう（例えば、Roy et al., 2012）。また、情動・動機づけが生理的なものと社会的なものでは対応する領域が異なることは紹介した。例えば、眼窩前頭部では前方に行くほど、高次の社会的なものが関係する。これは Kouneiher et al. (2009) の説と整合的である。線条体の背側と腹側での機能の違いについては紹介した。

脳幹部では、罰に関係する手綱核が吻内側被蓋核を介して報酬に関係する黒質、腹側被蓋野に抑制的な影響を与える（Hong et al., 2011）。扁桃核と腹側線条体は対称的な機能をもつと考えられるが、Satterthwaite et al. (2011) は情動顔の同定実験でそれを明らかにした（図Ⅴ-13）。報酬量は記銘され、想起されて行動を決定するが、記銘は扁桃核の基底核が、想起は内臓機能に関係する島皮質が行うという報告がある（Parkes & Balleine, 2013）。上位と下位の脳領域の関係については、報酬予期の状況で側坐核と前頭葉の脳波の関係を検討した Cohen et al. (2012) の研究がある。その結果、内側の前頭葉から側坐核への top-down の影響があることが分った。Bault et al. (2011) は単独あるいは他者がいる社会的な状況での意思決定（ギャンブル）における内側前頭前野と側坐核の関係を検討した。その結果、側坐核は単独よりも社会的な状況での利得で活性が強く、損失で活性が減少した。内側前頭前野は社会的な状況での利益でのみ活性化した。興味深いことは、社会的な状況での利得で活性化した側坐核の活動は、その次の試行の内側前頭前野の活性を予測した。すなわち、これらの研究は内側前頭前野と側坐核の相互作用で意思決定が行われていることを示す。Lim et al. (2013) は T シャツを評価させたが、色（美的側面）、印刷されたロゴ（意味的側面）の影響を検討した。色は紡錘状回、ロゴは後部上側頭回の活性が評価と相関したが、これらの領域と機能的に結合する腹内側前頭前野で統合され評価が決定されるとした。一方、不安傾向と扁桃核－腹内側前頭前野の結合性の関係は負の相関がみられており、不安傾向が強い者は両領域間の結合性が弱い傾向があった。不安の制御に関係するものと思われる（Kim & Whalen, 2009; Kim et al., 2011）。その他、エラーに対する事象関連電位が背側前部帯状回と扁桃核にみられるが、前者の領域のピーク潜時が早く、

機能的に異なっていることが示された（Pourtois et al., 2010, 図Ⅴ-11）。Tsukiura & Cabeza (2011) は「美は善である」という見方を、容貌の魅力度と行為のモラル判断を行わせて脳の活動を検討した。その結果、内側の眼窩前頭部は両者の評定と相関する活性を示し、このような考えの基礎にある脳内過程と考えた。この領域と島皮質の活性は負の相関があり、相反する機能が営まれていることを示唆している。

これまで述べたように、眼窩前頭部の内側部（腹内側前頭前野も合わせて）と外側部の機能はそれぞれ報酬－反応の維持、罰－反応の切り替えという枠組みで語られることが多い（例えば、Kringelbach, 2005）。機能結合の研究も内側、外側の違いを明らかにした（Zald et al., 2014）。外側部は前頭前野や認知、言語、記憶関連の領域との結びつきが強く、内側部は default mode や自律神経系、大脳辺縁系など情動、動機づけの領域と結びつきが強い。しかし、別の見方があることに注意（Rushworth, 2011）。腹内側前頭前野/内側眼窩前頭部は報酬にも罰にも応答する。ただし、罰には不活性の抑制的な反応を示す。そして、この領域はオプション間の価値の比較に関係すると考える。また、外側眼窩前頭部は信用割り当て credit assignment に関係する。すなわち、個々の刺激の報酬価の学習に関係する。これは弁別逆転学習で検討されている点で、外側眼窩前頭部と反応の切り替えの関係に重点があるように思われる。これらはサルの損傷実験の結果だが、Noonan et al. (2011) はヒトの機能脳画像で整合的な結果を得ている。眼窩前頭部と背側の前部帯状回が行為の結果の評価に関して、異なる役割を演じるという報告がある（Walton et al., 2004）。それには意思決定が自主的（内的）に行われた場合と、指示された場合（外的）で異なっていた。自主的な場合は背側前部帯状回が活性化し、眼窩前頭部は不活性になる。一方、意思決定が指示による場合は逆の活性がみられた。正中線部は自己とのかかわりが強いことと関係するかもしれない。最近のサルのニューロン活動記録の実験は眼窩前頭部と前部帯状回はともに報酬（価値）に関係するが、この二つの領域が価値と異なるかかわりをすることを示した（Kennerley et al., 2011）。それによると、眼窩前頭部は最近の価値と現在の価値の比較に関係し、前部帯状回は複数の意思決定のパラメータを統合して選択の予測や予測誤差に関係するとした。また、Rushworth (2011) はコストに対するかかわりが眼窩前頭部と前部帯状回では異なるとする。眼窩前頭部は報酬そのものに関係するコスト、前部帯状回は報酬を得る反応に関係するコストに影響を受けるとした。今後、各領域の機能、領域間の関係についての研究が進むと思われる。

なお、情動の制御の発達の観点から、扁桃核と内側前頭前野の機能結合の発達的変化について Gee et al. (2013a) が報告しているので参照されたい。

小嶋祥三

V．情動・動機づけによる行動の方向づけ

情動・動機づけの系と認知的制御の系の関係について述べる。われわれは欲望のおもむくままに行動していたら犯罪になることもあるだろう。認知制御系による情動・動機づけの系のコントロールが必要である。この点については次の節で述べる。われわれは好ましい結果（快の情動、報酬）をもたらす行動を維持し、好ましくない結果（不快な情動、罰）をもたらす行動を抑制し、別の行動を行う。これは行動主義心理学が主張してきたことである。行動の選択は認知的制御の結果であるが、それは情動・動機づけに基づいて行われ、それにより方向づけられている。単純な例をあげよう。顔や場所のワーキング・メモリ課題で、報酬の量を増やすと、認知制御で中心的な役割を演じている前頭前野は活性を高める（Krawczwk et al., 2007）。

A. 賞罰による反応の維持、切り替え

逆転学習では無報酬（罰）による反応の切り替えが起こる。それまで正解で報酬を得ていた刺激が、逆転により無報酬になる。参加者はしばらくもとの正解の刺激を選択し続けるが、無報酬が続くので、この刺激を選ぶことを止しもう一方のかつて無報酬だった刺激を選ぶように選択反応を切り替える。この反応の切り替えが起こる直前の脳の活性を調べると、腹外側前頭前野（右が強い）が活性化していた（Cools et al., 2002）。

O'Doherty et al. (2003) は逆転弁別学習で反応の維持、反応の切り替えに着目して脳の活性を検討した。その結果、賞で、また罰でも反応が維持されたときに、罰で反応が切り替えられた時よりも活性が強かったのは内側の眼窩前頭部だった。一方、罰で反応の切り替わった時の方が活性が強かったのは外側の眼窩前頭部や島皮質だった。

Elliott et al. (2010) は賞罰による反応の維持、切り替えを実験者の制御下において、この点を検討している。その結果、眼窩前頭部の内側部が報酬に、外側部が罰に対応して活性化した。右の後方の外側眼窩前頭部は反応の切り替えで活性化した。一方、両側の前方の眼窩前頭部では反応の維持の活性が強かった。

Mobbs et al. (2013) は第 3 章で述べた Shima & Tanji (1998) の研究を、より複雑で自然な事態を模した（food supply rate と competition を操作）foraging 課題を考案してヒトで検討した。habitat の質が落ちるともう一方の habitat に移る傾向が増すが、背側の帯状皮質、補足運動野、島皮質で活性が高まった。一方、有利な habitat では線条体や内側の前頭前野など報酬系が活性化した。

B. 反応の抑制

反応の抑制は Go/No-Go 課題、stop-signal 課題で検討されている。認知的制御のところで述べるので、ここでは簡単に触れておく。反応の切り替えはそれまで優勢だった反応を抑えて成立する。賞罰による反応の切り替えに関係する所以である。Rubia et al. (2003) は

stop-signal task で右の腹外側前頭前野の活性を報告した。上記の Cools et al. (2002) と類似した領域である。なお、Kenner et al. (2010) は反応の抑制と切り替えは同じ機構が行っているという結果を得ている。このような結果はサルの前補足運動野でもみられている（Isoda & Hikosaka, 2007）。サルの前頭葉の機能の分化では、外側部の腹側と眼窩部の内側は合わせて下膨隆部 inferior convexity と呼ばれており、反応の抑制と切り替えを同じ枠組みでとらえることの系統発生的基盤を与えるのかもしれない。最近、Jahfari et al. (2012) は前頭前野－大脳基底核の機能的結合が stop task の、とくに予期しない stop signal の提示で強まることを示した。また、stop signal を予期して機能結合を高めておくことは、適切な行動選択を容易にするとした。

C. Stroop 効果

Stroop 課題では、文字とその色が操作される。赤色で「赤」（一致条件）、緑色で「赤」（不一致条件）と書かれた文字の色を答えることが求められる。一般に後者の文字の色を「みどり」と答える反応時間が長い。一つ前の試行が一致条件であると、不一致条件での反応時間は長くなり、エラーも出やすくなる。不一致条件を経験すると、実験参加者は次の試行に備え、身構える。この課題では葛藤状態やエラーに関係する前部帯状回と認知的制御に関係する背外側の前頭前野が活性化する。不一致条件で前部帯状回の活性がみられるが、それは一つ前の試行が一致条件の方が強い。一方、背外側前頭前野の活性は一つ前の前部帯状回の活性と正に相関関係する。これは情動・動機づけの系により認知的制御の系が影響を受けていることを示している（Kerns et al., 2004）。

Sheth et al. (2012) はヒトの前部帯状回のニューロン活動を Stroop-like 課題の遂行中に記録した。コンフリクトの多い不一致条件で活動が高まった。また、コンフリクトの少ない一致条件では、一つ前の試行が不一致の試行の方が一致の試行よりも活動が高かった。これらは fMRI でもみられ、これまでの結果と整合的である。かれらはさらに前部帯状回の切除を行ったが、直前の試行の影響はみられなくなった（conflict adaptation の消失）。Maier & di Pellegrino (2012) も前部帯状回損傷患者が情動的なコンフリクト事態で、同じ結果を得ている。

エラー、反応抑制や Stroop 効果はこれまで独立した研究テーマとして扱われてきたが、賞罰による反応の変容の問題として位置づけられるかもしれない。なお、Stroop 課題ではないが、情動の認知制御に対する影響で、いわゆる default mode network に属する腹内側前頭前野や後部帯状回が外側部の認知制御機能に影響をもつ（Braem et al., 2013）。

D. その他

自分と相手による 2 名のゲーム（最後通牒 ultimatum game）では、相手がある金額をいろいろな比率で分け、それを受け入れるか否かが問題となる。相手が 5 、自分が 5 （フェア）であれば受け入れるだろうが、相手が 9 、自分が 1 （アンフェア）では受け入れが

たいかもしれない。しかし、拒否すれば金を得ることができない。Sanfey et al. (2003) はアンフェアな相手に対して、また受諾よりも拒否では島皮質が活性化した。一方、背外側の前頭前野は受諾と拒否で活性に差が見られなかった。認知制御が働き報酬を得るように努力しているのかもしれない。

直ぐに小さな報酬をもらうことと、将来大きな報酬を受け取ることのいずれをとるかについての研究がある。delay discounting 研究で、時間的に先の報酬はその効力を失いがちであることをいう。前者では情動・動機づけの系の働きが強く、後者では認知的制御系の役割が大きいと思われる。McClure et al. (2004) は前者では腹側線条体、内側前頭前野、内側眼窩前頭部、後部帯状回が働いた。これらを β 領域と呼んでいる。一方、そのような報酬の遅延に関係なく活性化する領域として、背外側前頭前野、腹外側前頭前野などがあり、α 領域と呼んだ。そして、将来の大きな報酬を受け取る選択には相対的に α 領域の活性が β 領域のそれよりも大きいことを示した。Economides et al. (2014) によると、直後と遅延報酬の選択の policy の計算は前頭前野のネットワークの前部帯状回と腹内側前頭前野の間のインタラクションで行われている。

Kovach et al. (2012) は 4 選択の slot machine で報酬が選択にどのような影響を持つか前頭極皮質損傷の患者で検討した。4 つの選択肢の報酬量はある一定の時間経過で変化する。健常者は各選択肢の報酬量のトレンドを推測しながら選択を行うが、前頭極皮質損傷の患者はそのような行動を示さず、報酬量の累積値に従って選択を行っていた。この結果は Daw et al. (2006) の脳機能画像の結果と整合的である。これは線条体（報酬）－前頭前野（反応選択）のインタラクションで行われていると思われる（Seo et al., 2012、サルの研究）。

Baumgartner et al. (2011) は自己の利益の追求と公正な選択の関係を検討した。その結果、自己の利益の追求よりも公正な選択を行う場合は、右の背外側前頭前野と後腹内側部前頭前野の活性と結合が高まることを見出した。また、TMS による結果はこの結論を裏づけた。

なお最近、情動・動機づけによる行動の方向づけを異なる視点、行動主義的な古典的条件づけと道具的条件づけのインタラクションの枠組みでとらえる研究が行われていた（Geurts et al., 2013）。

小嶋祥三

VI. 情動・動機づけの認知的制御とその失敗

A. 情動・動機づけへの認知的制御

一方、情動・動機づけの系は、他の系と同様に、認知的制御の対象になる。認知的制御は一般に前頭－頭頂葉の機能と考えられており、情動に関係する default mode network や大脳辺縁系や皮質下の諸構造を制御すると考えられる。われわれは様々な欲求、欲望をもつが、それをそのまま満たそうとすれば反社会的、非社会的な行為になることが多い。この点を検討した実験では、抑制なしに性的なことを考えた場合、視床下部や扁桃核など、皮質下が活性化し、それを抑制する努力を行うとこれらの活性は消失した。抑制しているときに活発になっていたのは右半球の外側前頭前野や前部帯状回だった（Beauregard et al., 2001）。 Ochsner et al. (2002) は不快な状況の再検討、再考 reappraisal で外側、内側の前頭前野の活動が上昇し、扁桃核や眼窩前頭部の活性が下がることを示した。類似した結果は情動的な写真をみて、それへの反応を抑える時にもみられている（Phan et al., 2005; Ohira et al., 2006）。ギャンブル（意思決定）課題での loss aversion が reappraisal で低下するが、loss に対する扁桃核の活性も低下した（Sokol-Hessner et al., 2013）。 Hutcherson et al. (2012) はスナック菓子を食べることを抑える downregulation 状況で、認知的制御に関係する背外側前頭前野の活性が高まり、報酬に関連する腹内側前頭前野では低下する。この逆の upregulation では腹内側前頭前野の活性が高まる。やはり腹内側前頭前野の正の情動に関連する活動は情動の制御によって低下する（Winecoff et al., 2013）。また、Erlt et al. (2013), Wessing et al. (2013) が ERP や脳磁図 MEG で reappraisal の効果を検討し、やはり前頭前野や頭頂葉の役割の重要性を指摘している。これらの研究は reappraisal の治療的効果を脳活動から評価していることになる。また、同情訓練 compassion training 技法で、報酬系の活動を高めることにより、他者の苦悩に直面した時に、前向きの対応がとれるという（Klimecki et al., 2013）。なお、情動の認知的制御に関しては Ochsner & Gross (2005) の総説があるので、参照されたい。また、Gee et al. (2013) は情動の認知的制御の発達的変化を扁桃核－内側前頭前野の機能結合の変化から検討している。さらに、文化差について Murata et al. (2013) が脳波により検討し、東アジア人の方がヨーロッパ系米国人よりも、情動の抑制の効果が強く出ることを報告している。

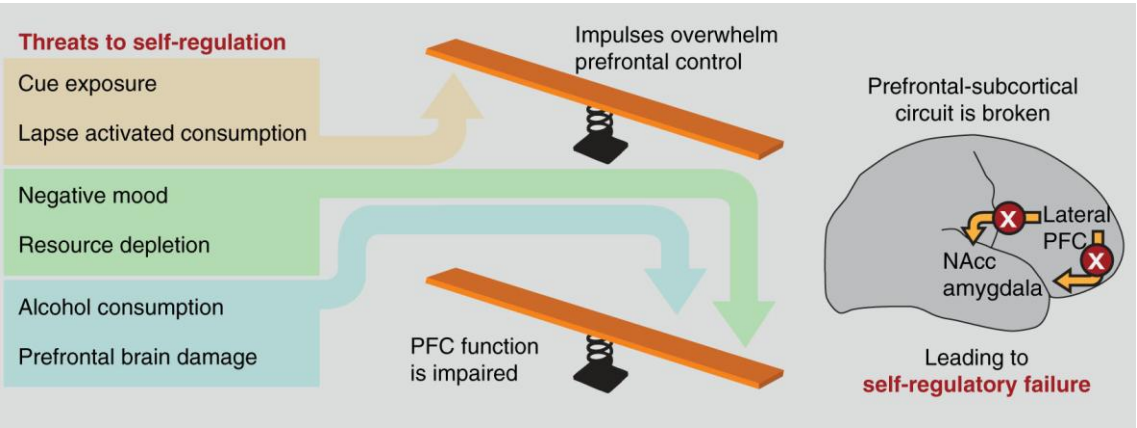
この点に関して興味深い実験がある。一側の視覚野に損傷があると、損傷半球とは反対側の視野に欠損が起きる。欠損の視野に例えば顔を提示しても知覚されない。欠損した視野と健常な視野に顔を提示し、悲鳴と対にした。欠損した視野に顔を提示した場合は、悲鳴のみ聞こえることになる。その後、これらの刺激への恐怖や不快の行動指標を検討すると、健常な視野に提示された条件で指標が低かった。これは、健常視野提示の条件では、認知的制御系の働きで情動系が抑えられたと解釈された。認知的制御に関係する外側前頭前野の活性は健常視野への顔提示条件の方が強く、また、外側前頭前野と情動に関係する二次体性感覚野の活性の間には負の相関がみられた（Anders et al., 2009）。

なお最近、認知制御機能（更新）が中脳や線条体の dpamine 系に影響を持つことが示された（Yu et al., 2103）。また、磁気刺激（TMS）を利用して、線条体の認知機能が前頭葉によって制御されていることが明らかになった（van Schouwenburg et al., 2012）。また、前頭－頭頂の認知制御系への TMS が前頭－頭頂内側部の default mode network に与える抑制的な影響も検討されている（Chen et al., 2013）。

B. 認知的制御の失敗

Heatherton & Wagner (2011) は認知的制御（自己制御）の失敗とその脳内過程について考察している（図Ⅴ-14）。それによると、失敗を引き起こす要因には以下のものがある。負の情動状態による攻撃、浪費、危険な行動、人生の目標の喪失など。ちょっとした誤りによる食物の過剰摂取や麻薬の摂取。薬物や食物に関連した手掛かり刺激にさらされることによる薬物や食物への渇望の増加。自己制御資源の枯渇による自己制御機能の疲労。この最後の点に関して、Wagner & Heatherton (2013) は実験で証明している。なお、Inzlicht et al. (2014) は異なる考え方を提案しているので、興味のある方は参照ください。

かれらはこのような制御の失敗を前頭前野の認知制御機能と皮質下（扁桃核、側坐核など）の情動や動機づけ（報酬）の機能との間に成立している平衡関係の破れで説明する。すなわち、皮質下の活動が前頭前野の認知的制御を上回る、あるいは、前頭前野の認知的制御がさまざまな理由で低下する。最近、van Harmelen et al. (2013) は幼児期に虐待を受けた若者が情動的な顔写真に対して扁桃核を通常の若者よりも強く活性化させること、しかし内側前頭前野の活性は変わらないことを示し、バランスが崩れていることを報告した。これは以下に述べる性格、神経症の問題と密接に関係する。



図Ⅴ-14. 認知的（自己）制御の失敗。Heatherton & Wagner (2011) Trends in Cognitive Sciences, 15:132-139 より

小嶋祥三

Ⅶ. 情動刺激に対する反応の個人差（人格）と精神病、神経症

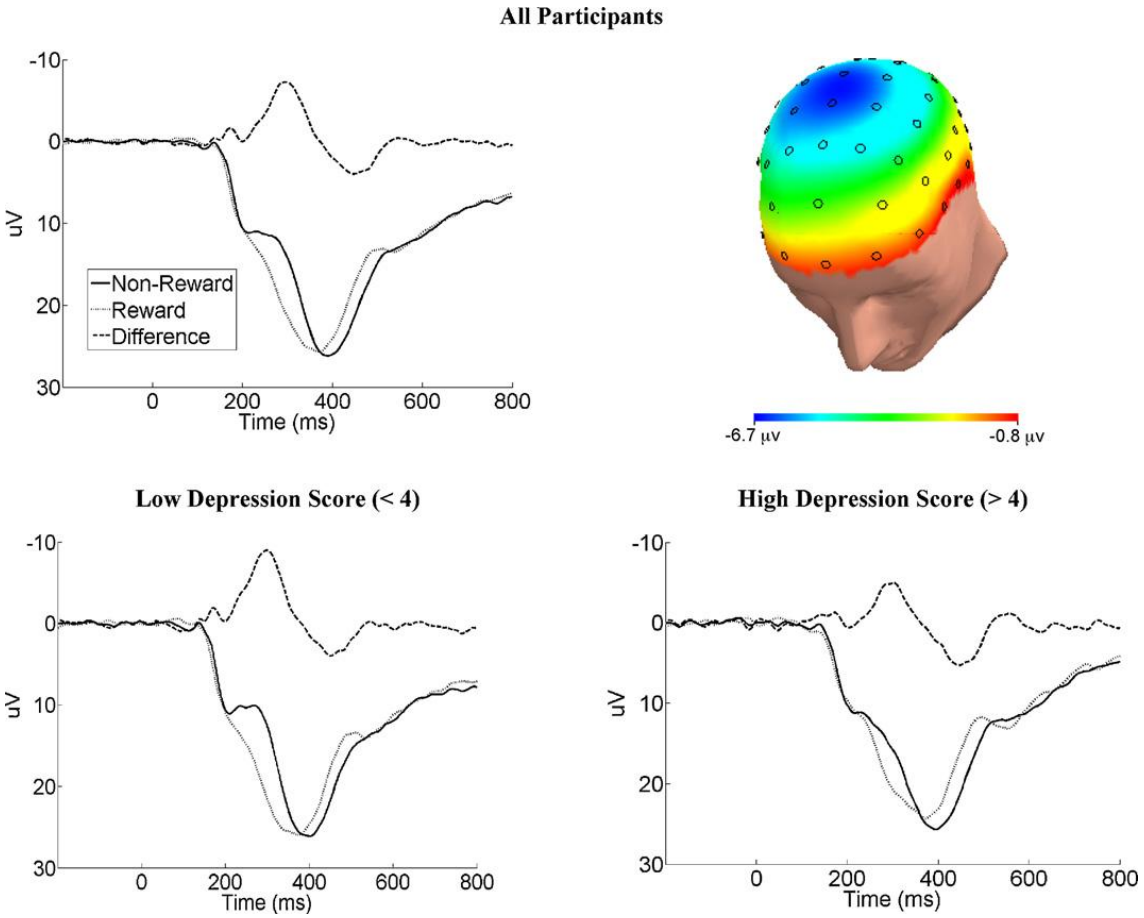
A. 人格

人格、パーソナリティは認知的制御と情動・動機づけの間のインタラクションの個人差と捉えられる。そのような視点から人格と脳の機能脳画像研究や問題点を紹介する。なお、性格検査としては 5 因子説に基づく NEO-PI-R や NEO-FFI (Costa & McCrae, 1992) や 3 因子説に基づく Cloninger らのものがある（Cloninger et al., 1994）。5 因子とは神経症傾向 neurotisism, N、外向性 extraversion, E、開放性 openness, O、調和性 agreeableness, A、誠実性 conscientiousness, C である。3 因子とは新奇希求性 novelty seeking、苦痛回避 harm avoidance、報酬依存 reward dependence である。この他に、個別的な性格特性が検討されている。

Sugiura et al. (2000) は Cloninger らの 3 次元の性格特性と休息時の脳局所血流量の関係を検討し、3 つの特性の得点と相関する領域を見出した。その後多くの研究が続いたが、Canli et al. (2002) の研究が有名である。かれらは幸せの情動写真に対する扁桃核の反応と性格検査 NEO-PI-R の外向性 (E) 次元との間に有意な正の相関があることが見出された。扁桃核はすでに述べたように恐れと関係しそのような写真に活性化する。扁桃核は幸せの顔刺激には有意な反応を示さないが、それは個人差による。その扁桃核の反応の個人差は E 得点と正の相関関係にあった。すなわち、E 得点が低いと、幸せの顔写真に対する扁桃核の反応も低い。この結果は、有意な活性を見出さない場合でも、その原因を探ることにより新しい展開がみられることを示した点で重要である。また、不安や神経症傾向 N に関連するセロトニン関連の遺伝子型の違い (S, L 二つのタイプがあり、S タイプの方が不安傾向が強い）が、表情判断時の右扁桃核の活性に S タイプで強い活性をもたらした（Hariri et al., 2002）。最近、不快な刺激に対する扁桃核の反応を初期と提示後に生じる回復期に分け、後者の期間の活性が神経症傾向に関係するという結果がある（Schuyler et al., 2014）。

その後に行われたいくつかの研究を紹介する。その多くが性格特性と情動・動機づけに関連した領域の活性との間の相関を検討した。Corden et al. (2006) は恐れの認知能力と自己に向けられた注視の関係を検討した。この能力が低い実験参加者は注視に対する扁桃核や側頭葉前部の活性が弱かった。Burklund et al. (2007) は拒否に対する鋭敏性（rejection sensitivity）が非難、不賛成（disapprove）に対する背側の前部帯状回の活性と相関することを報告している。Blackford et al. (2013) は平静な顔に対する慣れ habituation を極端に shy、inhibited な人とそうでない人で検討した。その結果、扁桃核、海馬の顔に対する活性が inhibited な人では habituate しにくいことを示した。これは社会的不安のリスクに関係すると考えている。Kim & Whalen (2009) は扁桃核と腹内側の前頭前野の間の結合性が不安傾向のレベルと負の相関をすることを示した。不安傾向が強い人は前頭前野から扁桃核への認知制御の力が弱い可能性がある。母子分離とこの結合性の関係を Gee et al. (2013b) が検討している。Herringa et al. (2013) も幼児期の虐待と前頭（前部帯状回膝下

部）と海馬、扁桃核の間の安静時の結合性、それと不安や抑うつの関係を検討している。



図Ⅴ-15. 報酬と抑鬱の関係。下の左右の図が示すように、抑鬱傾向の強い人は報酬に対する反応が弱い。Foti & Hajcal (2009) Biological Psychology, 81:1-8 より引用。

扁桃核の容積と内側前頭前野の皮質の層の厚さの関係が総勢 1000 人を超える参加者で検討された（Holmes et al., 2012）。それによると、怒りや嫌悪などの不快な情動に関連する negative affect の亢進は扁桃核の容積の増大、左内側前頭前野皮質の層の薄いことに関係していた。内側前頭前野の層の薄いものは社会的認知能力が劣る傾向があった。抑鬱傾向の強い人は負の自己関連刺激に対する前部帯状回吻側部の活性の抑制に問題があり、認知制御を障害するという（Wagner et al., 2013）。さらに、遺伝子研究から考えられた major depression のリスク・ファクターのスコアが高いものは左内側前頭前野の皮質の層が薄いことが分かった。Bruck et al. (2011) は神経症傾向 N は情動的なプロソディへの扁桃核、内側の前頭前野の反応と正の相関があると報告している。また、幼児期に酷い虐待を受けた人は腹側線条体（側坐核）などの報酬予期への反応が弱いことを示した（Mehta et al., 2010）。同様な経験を持った人は閾下の悲しみの表情に対する扁桃核の反応が強い（Dannlowski et al., 2013）。Foti & Hajcak (2009) は事象関連電位の研究で抑鬱の人は報酬に対する反応が弱いと報告している（図Ⅴ-15）。Padrão et al. (2013) は無快楽症

anhedonia の傾向の強い人は、大きな報酬を得た後に危険な選択を避ける傾向が強く、罰への感度が上がっていることを示した。これには前頭内側 theta power の増大が伴い、強い葛藤、認知制御の混乱を示し、将来の報酬への持続的な期待を阻害するとした。これらは主に神経症傾向 N に関係する研究である。なお最近、mood disorder と報酬系の関係についての総説が出たので、参照されたい（Russo & Nestler, 2013）。

Gusnard et al. (2003) は固執傾向が情動刺激に対する眼窩前頭皮質、内側前頭前野、腹側線条体の反応と正の相関を示すのをみた。Bermpohl et al. (2008) は新奇刺激希求性 novelty seeking が情動刺激予期の事態で内側前頭前野の活動と関連することを報告している。Straube et al. (2010) は刺激希求性 sensation seeking が前部島皮質の恐怖の映像への反応と正の相関をすることを示した。Jung et al. (2010) は意思決定における固執傾向が内側前頭前野と側坐核の間の機能結合と相関すると報告した。Simon et al. (2010) は行動抑制得点（BIS）と行動接近得点（BAS）と腹側線条体、眼窩前頭皮質の金銭的報酬の獲得と喪失に対する反応の関係を検討した。Pine et al. (2010) はドーパミン系の亢進が衝動性や少量だが即座の報酬を求める傾向 delay discounting と関係することを示した。Norbury et al. (2013) も刺激希求性とドーパミンが関係することを報告した。なお、Cooper et al. (2013) は、時間評価と腹内側前頭前野、腹側線条体の活性を検討し、時間的に遠近の報酬の評価を含まない時間経過の評価の個人差と delay discounting が関係するという興味深い結果を得ている。これらは外向性 E に関係する研究である。

5 因子モデルによる性格の脳画像研究は神経症傾向と外向性の 2 つの特性に研究が集中している。また、5 因子モデルなどに基づく一般的な性格検査を利用するよりは、抑鬱傾向、拒否不安、心の理論、固執傾向、刺激希求性、衝動性など個別的な特性に着目する研究が多くなっている。恐らく、5 次元では括りが大きすぎて脳の活性化との相関が低くなるためだろう。個別的な特性は下位次元に関係することが多いので、適切な課題と下位次元の選択が必要となってくると思われる。また、認知制御系よりも情動・動機づけの系に関する研究が多い。今後、これらの研究の偏りが是正されるべきだろう。

筆者が行った NIRS の実験を紹介する。写真の快、不快の判断時の前頭前野の活動は NEO-PI-R の 5 次元の得点と有意な相関をすることは多くない。ところが、下位次元でみると有意な相関がみられることが多い。しかも、次元間で相関の方向が逆になることがある。その結果上位の次元では相関が相殺し合うことになる。さまざまな情動写真は性格と前頭前野の研究には適していないようだ。そこでより複雑でコンフリクトを含む、他人を気遣ってつく嘘を用いて実験した。嘘の許容判断時の認知制御系の前頭葉の活性は NEO-FFI の調和性（A）と外向性（E）次元と非常に高い負の相関を示した。すなわち、A や E 得点の高いものほど、前頭葉の活性は低い。なお、他の次元は顕著な相関を示さなかった。これは A 得点の高い個人が持つ自動的で建設的、社会的 prosocial な葛藤の解決を反映し（Jensen-Campbell & Grasiano, 2001; Meier et al., 2006）、前頭葉の関与が少なくなるためと思われる。また、E 次元も同じ相関を示したのは、日本版の NEO-PI-R で E の下

位次元（暖かさ、群居性）の因子負荷量（相関）が E 次元よりも A 次元で高いことに起因すると考えられた。この傾向は東日本大震災でみられた被災者の抑制のとれた行動に関係すると思われる。なお最近、Le Bouc & Passiglione (2013) は A 次元が関係する協力的な傾向の個人差が、社会的な動機づけに関係する側頭頭頂接合部（TPJ）の活性、容積と相関することを示した。

なお、性格と脳の関係については Kojima (2012) でも紹介した。ここでは認知制御系と情動・動機づけ系のインタラクションの個人差としての性格について述べたが、感覚・知覚から性格や知能にわたる広範囲の個人差について、脳の形態面から voxel-based morphometry (VBM) により検討されている (Kanai & Rees, 2011) ので参考にされたい。

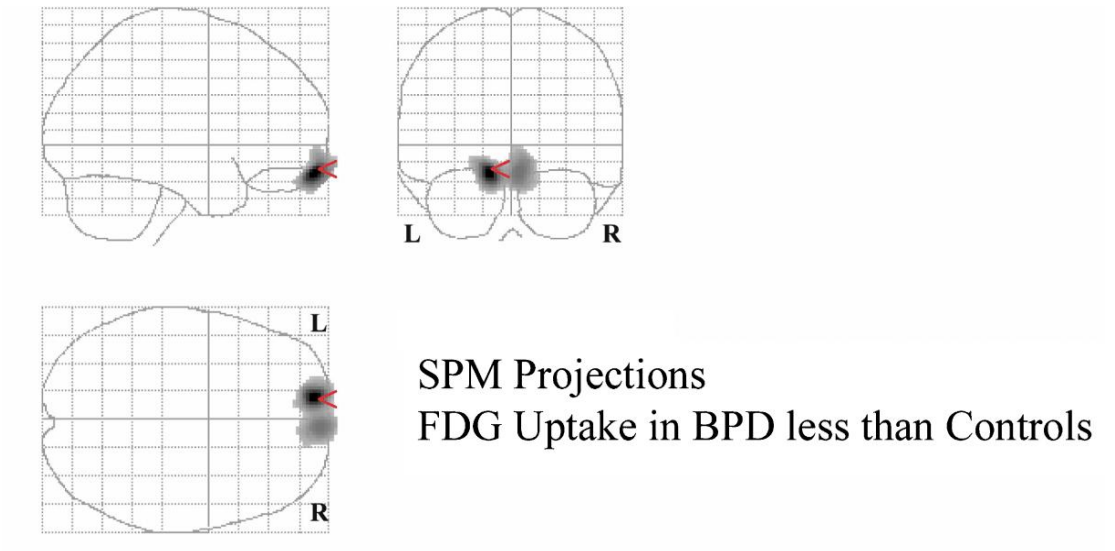
B. 精神病と神経症

脳機能画像研究が活発になり、それは精神病や神経症の領域に波及した。現在、最も研究が盛んな領域だろう。そのほんの一端を紹介する。たとえば、統合失調症の幻聴の研究では、幻聴が起こっているときに一次聴覚野が実際に活性化していることが分かった（Dierks et al., 1999)。また、行為主体の研究では、ある動作を他者が行ったと判断したときには角回を含む右下頭頂小葉が活性化するが、統合失調症ではこの傾向が症状の重篤度と正の相関関係にあった。重篤であるほど他者が行った行為と判断しがちであった (Farrer et al., 2004、第 3 章、図Ⅲ-13)。前部帯状回は葛藤状態の検出に関係し、誤反応で活性が高まるが、統合失調症ではそれがみられなかった。行動のモニターに問題があると解釈された（Carter et al., 2001)。機能面だけでなく構造面を問題にすることもある。双極性障害と前部帯状回の灰白質の容積を検討した研究では、衝動性スコアと容積が負の相関をしていた。スコアが高いほど容積が小さい（Matsuo et al., 2009)。

恐怖症については DMS-IV-TR の 4 つのサブタイプの 2 つを比較した研究がある（Caseras et al., 2010)。動物（クモ）恐怖では前部島皮質、扁桃核、海馬、前部帯状回、体性感覚野、後頭―頭頂皮質を含む回路が恐怖を起こす刺激に対して強く活性化するという。しかし、血－注射－傷恐怖では同じ反応がみられないとの報告があった。また、早い反応は両方の恐怖で共通するが、持続的な反応は異なるという結果もある。この領域は研究が始まって間もないので、いろいろな結果があるのが現状のようだ。第 4 章記憶のところで述べたが、恐怖の除去と扁桃核の関係が検討されている（Agren et al., 2012)。摂食障害の患者では、身体に関する不快な単語に対し扁桃核や前頭葉の内側部の活性が、健常な人と比べ、強いことが分かった（Miyake et al., 2010)。解離性同一性障害（多重人格）の脳画像研究もある。外傷体験を知る人格と知らない人格では、外傷体験のエピソードに対する前頭葉の反応が全く異なるという結果を得ている（Reinders et al., 2003)。また、解離性健忘の脳画像研究では、治療前の前頭葉（活性）－海馬（不活性）といった精神分析の「抑圧」的な活動が、治療後に消失したとの報告もある（Kikuchi et al., 2009)。機能面ではグルコース代謝を問題にした研究で、境界性人格障害では前頭葉の内側眼窩前頭部で

グルコース代謝が低下していた（Soloff et al., 2003, 図Ⅴ-16）。最近、Mier et al. (2013) が境界性人格障害者の社会的認知を検討している。複雑さが増す 3 つの課題の成績は健常者と差がないが、境界性人格障害者の扁桃核は課題の複雑さに関係なく高い活性を示し、ミラー・ニューロン・システム（MNS）は活性が低下した。健常者では複雑さに対応して MNS の活性がたかまった。

これらの結果は精神病や神経症と脳の関係について新しい知見をもたらしつつある。それは好ましいことであるが、治療や症状の改善に結びついた時にその重要性が増すだろう。そうでないと、症状に対応する脳の構造や機能の変化をみたにすぎないことになる。この点は第 1 章で提起した問題である。そのような点を考慮した方向性が今後の研究には期待される。なお最近、神経犯罪学 Neurocriminology なるものが提唱されている（Glenn & Raine, 2014）。



図Ⅴ-16. 境界性人格障害における眼窩前頭部の代謝活動の低下。Soloff et al. (2003) Psychiatry Research: Neuroimaging, 123:153-163 を改変。

引用文献

Adolphs, R. et al. (1994) Nature, 372:669-672
Agren, T. et al. (2012) Science, 337:1550-1552
Anders, S. et al. (2009) Brain, 132:3021-3031
Aviezer, H. et al. (2012) Science, 338:1225-1229
Baliki, M.N. et al. (2013) JNS, 33:16383-16393
Bault, N. et al. (2011) PNAS, 108:16044-16049
Baumard, N. & Boyer, P. (2013) TICS, 17:272-280
Baumgartner, T. et al. (2011) NNS, 14:1468-1474
Beauregard, M. et al. (2001) JNS, 21 (RC165):1-6
Bechara, A. et al. (1997) Science, 275:1293-1295
Bermpohl, F. et al. (2008) PRNI, 164:81-85
Binder, J. et al. (2012) Neuroimage, 63:525-532
Blair, R.J.R. et al. (1999) Brain, 122:883-893
Blackford, J.U. et al. (2013) SCANS, 8:143-150
Blood, A.J. et al. (1999) NNS, 2:382-387
Blood, A.J. & Zatorre, R.J. (2001) PNAS, 98:11818-11823
Braem, S. et al. (2013) JNS, 33:16961-16970
Bruck, C. et al. (2011) Neuroimage, 58:259-268
Buhle, J.T. et al. (2013) SCANS, 8:609-616
Burkland, L.J. et al. (2007) SNS, 2:238-253
Burra, N. et al. (2013) JNS, 33:10483-10489
Cahill, L. & McGaugh, J.L. (1998) TINS, 21:294-299
Camille, N. et al. (2004) Science, 304:1167-1170
Canli, T. et al. (2002) Science, 296:2191
Carter, C.S. et al. (1998) Science, 280:747-749
Carter, C.S. et al. (2001) AJP, 158:1423-1428
Caseras, X. et al. (2010) EJNS, 32:1414-1422
Chen, A.C. et al. (2013) PNAS, 110:19944-19949
Chen, Y.-H. et al. (2009) Neuroimage, 47:1921-1928
Christensen, J.F. et al. (2014) SCANS, 9:240-249
Cloninger, C.R. (1994) Temperament and Character Inventory (TCI): A Guide to its Development and Use. St. Louis: Washington University
Cohen, M.X. et al. (2012) HBM, 33:246-252
Cools, R. et al. (2002) JNS, 22:4563-4567
Cooper, N. et al. (2013) JNS, 33:13150-13156

Corden, B. et al. (2006) JCNS, 18:889-897

Coricelli, G. et al. (2005) NNS, 8:1255-1262

Costa, P.T.Jr. & McCrae, R.R. (1992) The Revised NEO Personality Inventory (NEO PI-R) Professional Manual. Odessa, FL: Psychological Assessment Resources

Cunningham, W.A. et al. (2004) PS, 15:806-813

Damasio, A.R. (1994) Descartes' Error: Emotion, Reason, and the Human Brain. New York: Putnam

Damasio, A.R. (1999) The Feeling of What Happens: Body and Emotion in the Making of Consciousness. San Diego: Harcourt

Damasio, A.R. (2003) Looking for Spinoza: Joy, Sorrow, and the Feeling Brain. San Diego: Harcourt

Damasio, H. et al. (1994) Science, 264:1102-1105

Dannlowski, U. et al. (2013) HBM, 34:2899-2909

Daw, N.D. et al. (2006) Nature, 441:876-879

de Burijn, E.R.A. et al. (2009) JNS, 29:12183-12186

Decety, J. & Cacioppo, S. (2012) JNP, 108:3068-3072

Dierks, T. et al. (1999) Neuron, 22:615-621

Dolcos, F. et al. (2004) Neuron, 42:855-863

Economides, M. et al. (2014) JNS, 34:3340-3349

Edmiston, E.K. et al. (2013) JNS, 33:11023-11031

Eisenberger, N.I. et al. (2003) Science, 302:290-292

Elliott, R. et al. (2010) CC, 20:198-204

Engen, H.G. & Singer, T. (2013) COINB, 23:275-282

Erlt, M. et al. (2013) Neuroimage, 81:412-421

Farrer, C. et al. (2004) PRNI, 131:31-44

Feinstein, J.S. et al. (2013) NNS, 16:270-272

FeldmanHall, O. et al. (2014) SCANS, 9:297-306

FitzGerald et al. (2013) Neuroimage, 83:329-334

Foti, D. & Hajcak, G. (2009) BP, 81:1-8

Frewen, P.A. et al. (2013) SCANS, 8:546-555

Fujiwara, J. et al. (2009) JNP, 101:3284-3293

Fumagalli, M. & Priori, A. (2012) Brain, 135:2006-2021

Furl, N. et al. (2013) JNS, 33:17435-17443

Gee, D.G. et al. (2013a) JNS, 33:4584-4593

Gee, D.G. et al. (2013b) PNAS, 110:15638-15643

Gehring, W.J. et al. (1993) PS, 4:385-390

Geurts, D.E.M. et al. (2013) JCNS, 25:1428-1441
Glenn, A.L. & Raine, A. (2014) NRNS, 15:54-63
Gozzi, M. et al. (2010) HBM, 31:1763-1771
Greene, J.D. et al. (2001) Science, 293:2105-2108
Greene, J.D. et al. (2004) Neuron, 44:389-400
Greene, J.D. & Haidt, J. (2002) TICS, 6:517-523
Gross, C.T. & Canteras, N.S. (2012) NRNS, 13:651-658
Grupe, D.W. et al. (2013) CC, 23:1874-1883
Gusnard, D.A. et al. (2003) PNAS, 100:3479-3484
Haber, S.N. & Knutson, B. (2010) NPPR, 35:4-26
Ham, T. et al. (2013) JNS, 33:7091-7098
Hamann, S. (2001) TICS, 5:394-400
Hamann, S. (2012) TICS, 16:458-466
Hariri, A.R. et al. (2002) Science, 297:400-403
Heatherton, T.F. & Wagner, D.D. (2011) TICS, 15:132-139
Herringa, R.J. et al. (2013) PNAS, 110:19119-19124
Hikida, T. et al. (2013) PNAS, 110:342-347
Hikosaka, O. (2010) NRNS, 11:503-513
Holmes, A.J. et al. (2012) JNS, 32:18087-18100
Hong, S. et al. (2011) JNS, 31:11457-11471
Hutcherson, C.A. et al. (2012) JNS, 32:13543-13554
Iannetti, G.D. et al. (2013) TICS, 17:371-378
Inzlicht, M. et al. (2014) TICS, 18:127-133
Isoda, M. & Hikosaka, O. (2007) NNS, 10:240-248
Izuma, K. et al. (2008) Neuron, 58:284-294
Izuma, K. et al. (2010) JCNS, 22:621-631
Jahfari, S. et al. (2012) JNS, 32:10870-10878
Jensen-Campbell, L.A. & Grasiano, W.G. (2001) JP, 69:323-362
Johansen, J.P. et al. (2010) NNS, 13:979-986
Jung, Y.-C. et al. (2010)Neuroreport, 21:502-506
Kanai, R. & Rees, G. (2011) NRNS, 12:231-242
Kawabata, H. & Zeki, S. (2004) JNP, 91:1699-1705
Kawashima, R. et al. (1999) Brain, 122:779-783
Kenner, N.M. et al. (2010) JNS, 30:8512-8518
Kennerley, S.W. et al. (2011) NNS, 14:1581-1589
Kerns, J.G. et al. (2004) Science, 303:1023-1026

Kircher, T. et al. (2013) SCANS, 8:370-377
Kikuchi, H. et al. (2009) JCNS, 22:602-613
Kim, H. et al. (2006) PBiol, 4(8):e233
Kim, M.J. et al. (2011) CC, 21:1667-1673
Kim, M.J. & Whalen, P.J. (2009) JNS, 29:11614-11618
Kircher, T. et al. (2013) SCANS, 8:370-377
Klimecki, O.M. et al. (2013) CC, 23:1552-1561
Knutson, B. et al. (2001) JNS (RC159):1-5
Kohls, G. et al. (2013) Neuropsychologia, 51:2062-2069
Kojima, S. (2012) Cognitive neuroscience of the mind and personality. In Logic and Sensibility (Watanabe, S., ed.), Keio University Press, pp.51-60
Kouneiher, F. et al. (2009) NNS, 12:939-945
Kovach et al. (2012) JNS, 32:8434-8442
Krawczwk, D.C. et al. (2007) BR, 1141:168-177
Kringelbach, M.L. (2005) NRNS, 6:691-702
Le Bouc, R. & Passiglione, M. (2013) JNS, 33:15894-15902
LeDoux, J.E. (1996) The emotional brain. New York: Simon and Schuster
LeDoux, J. (2012) Neuron, 73:653-676
Leibenluft, E. et al. (2004) BPsychiat, 56:225-232
Leigh, R. et al. (2013) Brain, 136:2539-2549
Levens, S.M. et al. (2014) Neuropsychologia, 54:77-86
Levita, L. et al. (2012) Neuroimage, 62:189-198
Liljeholm, M. & O'Doherty, J.P. (2012) TICS, 16:467-475
Lim, S.-L. et al. (2013) JNS, 33:8729-8741
Maier, M.E. & di Pellegrino, G. (2012) JCNS, 24:2070-2079
Masten, C.L. et al. (2011) JCNS, 23:1042-1051
Matsuo, K. et al. (2009) BD, 11:628-636
McClure, S.M. et al. (2004) Science, 306:503-507
Mehta, M.A. et al. (2010) JCNS, 22:2316-2325
Meier, B.P. et al. (2006) PS, 17:136-142
Menon, V. & Levitin, D.J. (2005) Neuroimage, 28:175-184
Michl, P. et al. (2014) SCANS, 9:150-157
Mier, D. et al. (2013) SCANS, 8:531-537
Minagawa-Kawai, Y. et al. (2009) CC, 19:284-292
Miyake, Y. et al. (2010) Neuroimage, 50:1333-1339
Miyahara, M. et al. (2013) SCANS, 8:181-189

Mobbs, D. et al. (2009) Science, 324:900
Mobbs, D. et al. (2013) JNS, 33:9866-9872
Moll, J. et al. (2012) JNS, 32:12499-12505
Morris, J.S. et al. (1996) Nature, 383:812-815
Murata, A. et al. (2013) SCANS, 8:595-601
Navratilova, E. et al. (2012) PNAS, 109:20709-20713
Nitschke, J.B. et al. (2004) Neuroimage, 21:583-592
Noonan, M.P. et al. (2011) JNS, 31:14399-14412
Norbury, A. et al. (2013) JNS, 33:12982-12986
Ochsner, K.N. et al. (2002) JCNS, 14:1215-1229
Ochsner, K.N. & Gross, J.J. (2005) TICS, 9:242-249
O'Doherty, J.P. (2012) EJNS, 35:987-990
O'Doherty, J.P. et al. (2001) NNS, 4:95-102
O'Doherty, J.P. et al. (2002) Neuron, 33:815-826
O'Doherty, J.P. et al. (2003) JNS, 23:7931-7939
O'Doherty, J.P. et al. (2004) Science, 304:452-454
Ohira, H. et al. (2006) Neuroimage, 29:721-733
Olson, I.R. et al. (2013) SCANS, 8:123-133
Padrão, G. et al. (2013) CABNS, 13:102-115
Park, S.Q. et al. (2011) JNS, 31:9307-9314
Parkes, S.L. & Balleine, B.W. (2013) JNS, 33:8753-8763
Pauli, W.M. et al. (2012) JCNS, 24:351-366
Peck, C.J. et al. (2009) JNS, 29:11182-11191
Phan, K.L. et al. (2005) BPsychiat, 57:210-219
Phillips, M.L. et al. (1997) Nature, 389:495-498
Pine, A. et al. (2010) JNS, 30:8888-8896
Pourtois, G. et al. (2010) Neuropsychologia, 48:1144-1159
Powers, K.E. et al. (2013) SCANS, 8:151-157
Reinders, A.A.T.S. et al. (2003) Neuroimage, 20:2119-2125
Roy, M. et al. (2012) TICS,16:147-156
Rubia, K. et al. (2003) Neuroimage, 20:351-358
Rushworth, M.F.S. et al. (2011) Neuron, 70:1054-1069
Russo, S.J. & Nestler, E.J. (2013) NRNS, 14:609-625
Salimpoor, V.N. et al. (2013) Science, 340:216-219
Sanfey, A.G. et al. (2003) Science, 300:1755-1758
Satterthwaite, T.D. et al. (2011) BC, 76:353-363

Schilbach, L. et al. (2010) JCNS, 22:2702-2715
Schjoedt, U. et al. (2008) NSL, 443:165-168
Schjoedt, U. et al. (2011) SCANS, 6:119-127
Schultz, W. (2002) Neuron, 36:241-263
Schuyler, B.S. et al. (2014) SCANS, 9:176-181
Seo, M. et al. (2012) Neuron, 74:947-960
Serences, J.T. & Saproo, S. (2010) JNP, 104:76-87
Sergerie, K. et al. (2006) JCNS, 18:1359-1367
Sescousse, G. et al. (2010) JNS, 30:13095-13104
Sheth, S.A. et al. (2012) Nature, 488:218-221
Shima, K. & Tanji, J. (1998) JNP, 80:3247-3260
Silani, G. et al. (2013) JNS, 33:15466-15476
Simon, J.J. et al. (2010) Neuroimage, 49:1868-1874
Sokol-Hessner, P. et al. (2013) SCANS, 8:341-350
Soloff, P.H. et al. (2003) PRNI, 123:153-163
Stamatakis, A.M. et al. (2013) Neuron, 33:80:1039-1053
Stanley, D.A. & Adolphs, R. (2013) Neuron, 80:816-826
Straube, T. et al. (2010) HBM, 31:36-47
Sugiura, M. et al. (2000) Neuroimage, 11:541-546
Takahashi, H. et al. (2009) Science, 323:937-939
Telzer, E.H. et al. (2013a) JCNS, 25:234-244
Telzer, E.H. et al. (2013b) JNS, 33:13484-13488
Tsukiura, T. & Cabeza, R. (2011) SCANS, 6:138-148
van Harmelen, A.-L. et al. (2013) SCANS, 8:362-369
van Schouwenburg, M.R. (2012) JNS, 32:5631-5637
Vrticka, P. et al. (2013) NRNS, 14:860-868
Volman, S.F. et al. (2013) JNS, 33:17569-17576
Vuilleumier, P. et al. (2001) Neuron, 30:829-841
Vuilleumier, P. (2005) TICS, 9:585-594
Wagner, D.D. & Heatherton, T.F. (2013) SCANS, 8:410-417
Wagner, G. et al. (2013) SCANS, 8:828-837
Wagner, T.D. et al. (2013) NIJM, 368:1388-1397
Walton, M.E. et al. (2004) NNS, 7:1259-1265
Wessing, I. et al. (2013) Neuroimage, 81:15-25
Whicker, B. et al. (2003) Neuron, 40:655-664
Winecoff. A. et al. (2013) JNS, 33:11032-11039

Wise, R.A. (2002) Neuron, 36:229-240
Wolosin, S.M. et al. (2012) JCNS, 24:1532-1547
Yang, J. et al. (2012) Neuropsychologia, 50:2566-2572
Yu, Y. et al. (2013) JNS, 33:14040-14047
Zald, D.H. et al. (2014) CC, 24:232-248
Zikopoulos, B. & Barbas, H. (2012) JNS, 32:5338-5350

雑誌の略称

AJP: American journal of psychiatry
AN: Annals of neurology
ARNS: Annual review of neuroscience
BBR: Behavioral brain research
BBS: Behavioral and brain sciences
BC: Brain and cognition
BD: Bipolar disorders
BL: Brain and language
BPsychiat: Biological psychiatry
BP: Biological psychology
BNS: Behavioral neuroscience
BR: Brain research
CABNS: Cognitive affective behavioral neuroscience
CB: Current biology
CBR: Cognitive brain research
CC: Cerebral cortex
CNP: Cognitive neuropsychology
COINB: Current opinion in neurobiology
CP: Cognitive psychology
EBR: Experimental brain research
EJNS: European journal of neuroscience
HBM: Human brain mapping
HMS: Human movement science
JA: Journal of anatomy
JCNS: Journal of cognitive neuroscience
JEP-HPP: Journal of experimental psychology: Human perception and performance
JNP: Journal of neurophysiology

JNS: The journal of neuroscience
JP: Journal of personality
JPSP: Journal of personality and social psychology
NBBR: Neuroscience biobehavioral review
NIJM: The New England journal of medicine
NNS: Nature neuroscience
NPPR: Neuropsychopharmacology reviews
NRNS: Nature reviews, neuroscience
NSL: Neuroscience letters
NSR: Neuroscience research
PBiol: Plos biology
PINB: Progress in neurobiology
PNAS: Proceedings of the national academy of sciences, United States of America
PRNI: Psychiatric research: neuroimaging
PR: Psychological review
PS: Psychological science
PTLSB: Philosophical transaction of loyal society B
SA: Scientific American
SCANS: Social cognitive affective neuroscience
SNS: Social neuroscience
TICS: Trends in cognitive sciences
TINS: Trends in neurosciences
VC: Visual cognition