
平成24年度 生理学研究所研究会

グローバルネットワークによる 脳情報処理

プログラム・抄録集

平成25年1月25日(金)13:00～26日(土)12:30
後援：包括型脳科学研究推進支援ネットワーク

平成24年度 生理学研究所研究会

「グローバルネットワークによる脳情報処理」

平成25年1月25日（金）13：00～26日（土）12：30

●1月25日（金）

13：00- ご挨拶（北海道大学 医学研究科・田中 真樹）

13：05-14：25 座長：小川 正（京都大学大学院 医学研究科）

13:05-13:45 多感覚情報の統合と分離

（(独)産業技術総合研究所 システム脳科学）山本 慎也

13:45-14:25 知覚学習の神経メカニズム

（順天堂大学大学院 医学研究科）熊野 弘紀

<休憩>

14：40-16：00 座長：宇賀 貴紀（順天堂大学大学院 医学研究科）

14:40-15:20 錯視現象からわかる視覚系の位置情報処理

（東京大学大学院 総合文化研究科）久方 瑠美

15:20-16:00 LIP 野における視覚選択中の側抑制の機能的役割

（京都大学大学院 医学研究科）西田 知史

<休憩>

16：15-17：45 座長：筒井 健一郎（東北大学 生命科学研究科）

16:15-16:55 リズム情報処理に関わる前頭葉—頭頂葉—小脳システム

（京都大学 霊長類研究所）鴻池 菜保

16:55-17:45 意識の比較—認知—神経—心理—学を目指して

（自然科学研究機構 生命科学研究科）吉田 正俊

18：30- 懇親会

●1月26日(土)

9:00- 諸連絡

9:05-10:25 座長：坂井 克之(東京大学 大学院医学系研究科)

9:05-9:45 複数位置に対するワーキングメモリの神経表現

(北海道大学 医学研究科) 松嶋 藻乃

9:45-10:25 メタ記憶課題の遂行におけるサル外側前頭前野の役割

(京都大学 こころの未来研究センター) 田中 暁生

<休憩>

10:40-12:10 座長：宮地 重弘(京都大学 霊長類研究所)

10:40-11:20 ヒト前頭前野からの機能的結合のダイナミクス

～磁気刺激-脳電図(TMS-EEG)による因果的アプローチ～

(東京大学 大学院医学系研究科) 梅田 和昌

11:20-12:10 カテゴリに基づく推論的思考と行動制御の神経機構

(東北大学 生命科学研究科) 筒井 健一郎

12:10- 故きを温ねて新しきを知る(京都大学 霊長類研究所・高田 昌彦)

12:20- 閉会のご挨拶(生理学研究所・南部 篤)

多感覚情報の統合と分離

山本 慎也 ((独)産業技術総合研究所 システム脳科学)

異なる感覚種の信号は、異なる受容器から入力を受け、別々の脳内経路で処理が進められる。例えば、視覚情報に関しては、眼から入力を受け視覚野で情報処理が行われる。一方、聴覚情報に関しては、耳から入力を受け聴覚野で情報処理が行われる。このように、別々に処理された感覚信号の関係性を脳がどのように処理しているのかは、いまだ解明されていない問題であるといつてよい。

例えば、視覚と聴覚の2つの信号が同一の信号元から発信されたのであれば、脳は、その2つの信号を同一イベントとして「統合」する必要があるであろう。一方で、もし2つの信号が異なる信号元から発信されたのであれば、脳は、その2つの信号を別のイベントとして「分離」する必要があるであろう。このように、脳は、状況に応じて、異なる感覚信号に対し、統合・分離という、真逆の関連付けをしていかなければならないことになる。

さて、感覚情報の統合・分離を、知覚変化・学習の観点からもとらえることができる。連続した2刺激が繰り返し提示される場合、刺激の時間差の分布が偏っていると、頻繁に起こる順序が同時に知覚される傾向があることが知られている(ラグアダプテーション)。この現象は、統合を支えるメカニズムであると考えられている。一方、これとは逆に、同時に与えられた刺激が、頻繁に起こる順序に知覚される傾向になる現象も知られている(ベイズ較正)。この現象は、時間差をはっきりと知覚することに貢献し、分離を支えるメカニズムと考えることができる。

本発表では、多感覚情報の統合と分離を知覚変化の観点からとらえた我々の最新の成果を紹介する。特に、ラグアダプテーションとベイズ較正という二つの相反する変化が、どのような場合に起こりうるか、統一的な説明を提案したい。

参考文献

Yamamoto S, Miyazaki M, Iwano T, Kitazawa S (2012) Bayesian Calibration of Simultaneity in Audiovisual Temporal Order Judgments. PLoS ONE 7(7): e40379. doi:10.1371/journal.pone.0040379

知覚学習の神経メカニズム

熊野 弘紀（順天堂大学大学院医学研究科）

訓練によって、視覚弁別課題の成績は向上する。これを知覚学習という。多くの場合、学習の効果は、用いた視覚刺激の特徴（例えば方位）や視野上での位置に特異的である。そのため、知覚学習は、小さい受容野をもつ初期視覚野ニューロンの感度が上昇することにより起こると考えられてきた。しかし、実際には初期視覚野での感度上昇は小さく、学習効果のすべてを説明できない。さらに、近年では刺激呈示の方法によっては新規の刺激特徴や視野位置にも学習効果は転移しうると報告されている。知覚学習の神経メカニズムを解明するには、何がどのように転移するか（あるいは特異的か）を行動およびニューロンレベルで明らかにする必要がある。我々は、奥行き弁別課題を用いて、学習効果とその転移を、単一ニューロンレベルで検討した。この課題では、サルは、視覚刺激が手前なら眼を下の視標に、奥なら眼を上視標に動かさなければならない。2頭のサルに新規に課題を訓練しながら、大脳皮質 MT 野のニューロン活動を記録した。その結果、訓練によりサルの成績は向上したが、MT 野ニューロンの感度に変化はなかった。一方、MT 野のニューロン活動と行動との相関は訓練により高くなった。MT 野以前の視覚野ではなく、MT 野から眼球運動関連領野との間の感覚運動変換の経路に可塑的变化が生じたと示唆される。また、学習の半球間転移を調べるため、別の2頭のサルに片側視野のみで奥行き弁別課題を学習させた。学習完了後、反対視野で弁別課題を行わせながら MT 野のニューロン活動を記録した。ニューロン活動と行動との相関は、反対視野での学習初期から高く、訓練による変化はなかった。さらに反対視野での学習は初期の学習より速く起こった。感覚運動変換での可塑的变化は、片側視野でしか訓練していないにも関わらず両半球で起こると示唆される。これらの結果より、知覚学習は、初期視覚野での可塑的变化ではなく、感覚運動変換過程での可塑的变化によると示唆される。この可塑的变化は、訓練時の視野位置に限定されないことから学習初期における課題ルールの獲得を反映すると考えられる。

参考文献

Uka T, Sasaki R, Kumano H. Change in choice-related response modulation in area MT during learning of a depth-discrimination task is consistent with task learning. *J Neurosci* 32, 13689-13700, 2012.

錯視現象からわかる視覚系の位置情報処理

久方 瑠美（東京大学大学院総合文化研究科）

物体位置を視覚的に把握することは重要な視知覚の機能の 1 つである。人は極めて精密かつ正確に物体の相対的な位置関係を知覚できる。しかしある状況ではその正確な位置の知覚がゆがんでしまう。DeValois & DeValois(1991)はガボールパッチの内部正弦波の運動がガボールパッチ全体の知覚位置をずらす現象を発見した。「運動による位置ずれ」と呼ばれるこの錯視現象は、運動情報が知覚位置に影響を与えることを示している。本研究では心理物理学的手法を用いてこの錯視現象を検討し、視覚系の位置情報処理について議論したい。

研究 1 では、統合運動の一種であるプラッド運動および擬似プラッド運動が運動による位置ずれを引き起こすかどうか調べた。実験の結果、これらの統合運動が位置ずれを引き起こすことが明らかになった。統合運動は運動処理の中で比較的高次な処理になる。統合運動で位置ずれが発生することは、位置ずれに関係するメカニズムが運動統合処理以降に存在することを示している。研究 2 では刺激や眼球が運動している場合にも位置ずれが発生するのか調べた。実験の結果、位置ずれ錯視は刺激輪郭が運動していても発生し、また追跡眼球運動中にも生じることが判明した。さまざまな条件下で位置ずれ量を測定したところ、位置ずれに重要な運動は網膜中心座標系の運動でも環境中心座標系の運動でもなく、刺激輪郭に対する相対的な内部運動が重要であることが明らかになった。研究 3 では刺激輪郭と内部正弦波に奥行き差をつけた場合位置ずれが消失するかどうか検討した。奥行き差をつけた時に錯視が消失するのであれば、位置ずれに関係するメカニズムは奥行き選択性をもつということになる。実験の結果、刺激輪郭と内部正弦波に奥行き差があっても位置ずれ現象が生じ、位置ずれ現象には奥行き選択性がないことが明らかになった。このことから位置ずれに関係するメカニズムは単眼性処理段階にある可能性が示唆された。

これらの研究結果を総合的にとらえ、視覚系の位置処理に関わるメカニズムやこの現象の機能的意義を考察し、それを実現する神経活動を議論する。

参考文献

- DeValois & DeValois (1991). Vernier acuity with stationary moving gabors. *Vision Research*, **31**, 1619-1626.
- Hisakata & Murakami (2009). Illusory position shifts induced by plaid motion. *Vision Research*. **61**, 1143-1152.

LIP 野における視覚選択中の側抑制の機能的役割

西田 知史（京都大学大学院医学研究科）

視覚探索課題中に、頭頂間溝外側壁領域（LIP 野）では単一ニューロンのレベルで目標刺激と妨害刺激を識別するような神経活動を示すことが知られている。ニューロンの受容野に妨害刺激が呈示されたときに比べ、目標刺激が呈示されたときの方がより強い神経活動を示し、その差は時間とともに増幅する。このような神経活動の差の増幅過程に寄与する神経メカニズムの一つとして側抑制が挙げられる。側抑制が存在すると、目標刺激に対する神経活動の促進は、同時に周辺の妨害刺激に対する神経活動に更なる抑制効果をもたらすため、結果として両者の活動強度の差は時間とともに増大すると予測される。

しかし、視覚探索課題遂行中に側抑制が神経活動の形成に対して実際に寄与しているかを、生体内の神経活動を用いて検証した研究は存在しない。検証が困難な理由として、従来の視覚探索課題のパラダイムでは、目標刺激に対する神経活動の促進と妨害刺激に対する神経活動の抑制を切り分けられなかったことが挙げられる。側抑制の寄与を実証するためには、そのような促進と抑制が同時に生起していることを示す必要がある。

そこで本研究では、二種類の視覚探索課題をサルに行わせ、LIP 野から単一ニューロン活動を記録した。一方の課題では、刺激アレイの中から一つだけ色が異なる目標刺激に向かってサックード眼球運動を行なうことが要求される（target-present 試行）。もう一方の課題では、刺激アレイのすべての要素が同一であり、試行終了まで注視点を固視することが要求される（target-absent 試行）。Target-absent 試行中の神経活動を基準に用いることで、target-present 試行中の目標刺激に対する神経活動の促進と、妨害刺激に対する神経活動の抑制を切り分けて評価した。

その結果、一部の LIP ニューロンにおいて、目標刺激に対する神経活動の促進と妨害刺激に対する神経活動の抑制の双方が生じることが見出された。また、促進が強ければ抑制も強く、促進が弱ければ抑制も弱いという相関関係が存在し、抑制は相互作用的に生起していることが示唆された。これらの結果は、側抑制が目標刺激と妨害刺激に対する神経活動の差異を増幅させる神経メカニズムとして機能している可能性を支持する。

リズム情報処理に関わる

前頭葉—頭頂葉—小脳システム

鴻池 菜保（京都大学霊長類研究所）

‘リズム’は音楽の基本的な要素であるのはもちろんのこと、‘言葉のリズム’や‘リズムカルな動き’といったように言語や身体運動においても重要である。我々が音楽や言語を習得する際、まず初めに音を聴いてリズムと認識し、そしてその情報を一定期間保持し、再現または模倣する際にその情報を引き出すという一連のワーキングメモリが必要となってくる。しかし、このリズムのワーキングメモリに関わる神経機構は明らかになっていない。また、リズムといえば音を思い浮かべるが、我々は聴覚以外の刺激（視覚や触覚刺激）からもリズムを感じることができる。しかし、これら聴覚以外の刺激から構成されるリズムの情報処理については聴覚と共通のシステムなのか、別のシステムが存在するのかはわかっていない。

そこで、リズムのワーキングメモリに関わる神経機構を明らかにするため、健常被験者が聴覚および視覚リズムを聴き、覚え、再現する行動課題を用いて、課題遂行中の脳活動を fMRI で計測・解析した。呈示刺激のモダリティに関わらず、リズム情報の記銘期には左下前頭溝、両側下前頭回、下頭頂小葉、小脳の賦活が見られた。また、リズム情報の想起期には、両側下頭頂小葉、補足運動野の活動が見られた。これらの脳領域は運動制御に重要な役割を果たしていると考えられている領域である。以上の結果から、ヒトのリズムワーキングメモリには感覚モダリティを超えた前頭葉—頭頂葉—小脳の運動システムが関与しており、リズムの情報は運動情報として脳内で表象されていることが示唆された。

参考文献

Konoike N, Kotozaki Y, Miyachi S, Miyauchi CM, Yomogida Y, Akimoto Y, Kuraoka K, Sugiura M, Kawashima R, Nakamura K. Rhythm information represented in the fronto-parieto-cerebellar motor system. *NeuroImage*, 63(1):328-338, 2012

意識の比較-認知-神経-心理-学を目指して

吉田 正俊（自然科学研究機構・生理学研究所・発達生理学研究系・認知行動発達研究部門、総合研究大学院大学・生命科学研究科）

第一次視覚野を損傷した患者では損傷の反対側の視野を失うが、そのような患者の中で、失われた視野内の視覚情報を利用できるという症例がある。このような無意識の視覚を「盲視」と呼ぶ。著者を筆頭とした研究グループでは盲視の動物モデルとして片側第一次視覚野を除去したニホンザルを用いて、盲視の脳内メカニズムについて明らかにしてきた。たとえば、盲視の能力は2, 3ヶ月のトレーニングの後にはじめてみられる¹⁾。盲視の能力は上丘へのムシモル注入によって失われる²⁾。機能回復後の上丘の神経活動は、空間記憶の保持を反映するようになる³⁾。盲視でもボトムアップ性の注意が保持される⁴⁾。盲視でも自然映像の視覚探索の際には、ボトムアップ性注意によって視線が誘引される⁵⁾。

これらの盲視サルの研究の成果を踏まえた上での次のステップとして、著者は以下の2つのプロジェクトを進めている。i) ヒト盲視の研究。最近著者は国内での盲視の患者を被験者とした実験を開始した。サルで使用したのと同様な視覚誘導性サッカード課題での結果から、これまでのサルでの実験と整合性のあるデータを得るだけでなく、視覚刺激について「どんな感じがするのか」といった内観報告のデータを取得している。ii) サルを用いた半側空間無視の実験モデル。半側空間無視は脳損傷の対側への気づきが低下する認知的障害であり、盲視とは異なるタイプの気づきの障害である。半側空間無視の動物モデルはまだ確立していないが、著者は上縦束Ⅱの切除⁶⁾によってヒト患者で見られる無視症状を再現できることをこれまでの予備的実験で見いだした。

以上のようにして [盲視 / 半側空間無視] * [ヒト / サル] という2*2のマトリックスを埋めるように研究を進めることで、意識の比較-認知-神経-心理-学を推進していくことを著者は構想している。つまり、サル-ヒトという比較による「比較認知」、高次脳機能の神経メカニズムの解明をする「認知神経科学」、脳損傷を元にして脳機能を解明する「神経心理学」を組み合わせしていく。

参考文献

- 1) Yoshida et. al. (2008) *J. Neurosci.* 28(42): 10517-10530
- 2) Kato et. al. (2011) *Eur. J. Neurosci.* 33(11) 1952-1960
- 3) Takaura, Yoshida, Isa (2011) *J. Neurosci.* 31(11):4233-4241
- 4) Ikeda, Yoshida, Isa (2011) *J. Cogn. Neurosci.* 23(5):1160-1169
- 5) Yoshida et. al. (2012) *Curr. Biol.* 22(15):1429-1434
- 6) Yoshida (2012) In: *Advances in Cognitive Neurodynamics III*. Amsterdam: Springer

複数位置に対するワーキングメモリの神経表現

松嶋 藻乃（北海道大学 医学研究科）

ワーキングメモリの神経メカニズムは、主に1つの刺激を記憶する行動課題を用いて調べられてきた。しかし、ヒトは最大4つまでの物体についての記憶を、同時に保持することができることが知られている（Luck and Vogel, 1997）。さらに、記憶容量は、物体の相対位置によって影響を受けることが知られており、複数の物体が左右視野にまたがって呈示されたときは、全て同側視野に呈示されたときよりも、記憶成績が向上する（Delvenne, 2005）。しかし、その神経メカニズムについては明らかにされていない。そこで私たちは、1つまたは2つの位置を保持しなければならない遅延見本合わせ課題をサルに訓練し、背外側前頭前野より単一ニューロン記録を行った。

本課題では、2つの視覚刺激（手がかり刺激）と3つのテスト刺激が2秒間の遅延期間において呈示される。テスト刺激のうち1つは、手がかり刺激の一方と同じ位置にあらわれ（一致刺激）、他の2つは異なる位置にあらわれる（不一致刺激）。サルは、遅延期間中スクリーン中央の固視点を見続け、それが消えた後に一致刺激に向かってサッカードすることが要求されている。手がかり刺激のどちらが遅延期間の後に現れるかは予測できないため、サルは両方の刺激位置を記憶しておかなければならない。コントロール試行では、1つの手がかり刺激と3つのテスト刺激（一致刺激×1，不一致刺激×2）を呈示した。

2つの位置を同時に記憶している際の遅延期間活動を、1つの位置のみを記憶している時の活動と比較した。左右両視野に1つずつ呈示された刺激位置を記憶している際には、対側視野に呈示された1つの刺激位置を記憶している時と同様の反応がみられた。一方、同側視野内に呈示された2つの刺激位置を記憶している際には、各刺激が単独で呈示された際の平均値に近い神経活動を示した。また、これらの物体の相対位置による2つの条件下で、サルの正解率が変化したことから、背外側前頭前野における異なる神経表現が行動に反映されていることが示唆された。

これらの結果は、各視野の情報は独立に保持されており、同側視野内に複数の物体がある場合には統合されて保持されることを示唆する。こうした神経表現における視野間の独立性と視野内の統合が、物体の相対位置に応じて記憶容量を変化させていると考えられる。

メタ記憶課題の遂行におけるサル外側前頭前野の役割

田中 暁生（京都大学こころの未来研究センター）

ヒトは、自分の記憶を内省的に参照することで、自分が何を知っており、何を知らないのかを比較的正確に区別できると同時に、特定の目的を遂行する上で必要な知識を有しているか否かに基づいて、柔軟な行動選択を行うことができる。心理学では、このような記憶情報の有無や確信度を判断する能力、及びその判断を基に行動や思考を制御する能力を総称してメタ記憶と呼ぶ。メタ記憶は、我々が常日頃使用している身近な認知機能であるが、例えば、どのような神経機序により確信度判断が実現されているのか、また、そもそも確信度判断の根拠となる記憶情報の強度はどのような神経活動により表象されているのかなど、メタ記憶に関わる神経機構については不明な点が多い。

本研究では、この問題を解決する糸口を見出すため、空間性作業記憶の神経基盤を探る目的で用いられてきた遅延眼球運動課題を改変し、サルに自分の記憶に関する確信度判断をさせる状況を作り出した上で、課題遂行時の外側前頭前野神経細胞活動を記録した。この課題は、視覚刺激の呈示位置を数秒間記憶させるという点では遅延眼球運動課題と同様であるが、遅延期間終了後にテストを受けるか回避するかをサルに選択させる条件（選択条件）とテストを強制する条件（強制条件）をランダムに挿入する点が異なっている。

実験に用いた2頭の内、1頭（Mw）では、選択条件の記憶成績が強制条件のそれよりも高く、メタ記憶を使用してテストを受けるか回避するかを選択していたことが示唆された。もう1頭（Mh）でも同様の傾向が見られたが、強制条件の記憶成績が非常に高かったため、条件間の成績差は僅かなものであった。どちらのサルにおいても、遅延期間中に方向選択性をもって持続的に発火する神経細胞が複数観察された。空間情報の記憶を反映していると考えられるこの神経活動を解析した結果、Mwでは、テストに正解した試行と比べ、テストを回避した試行における遅延期間中の方向選択性強度（ROC解析に基づく空間情報の弁別性）が低下していた。Mhにおいても同様の傾向が観察されたが、行動データと同じく神経活動データもMwの場合より不明瞭であった。そこで、Mhの外側前頭前野にムシモールを注入し、この脳領域の機能を一過性に低下させたところ、注入前と比較して注入後に強制条件の記憶成績が低下するとともに、選択条件におけるテスト回避率が上昇した。さらに、注入後においては、強制条件よりも選択条件の記憶成績の方が明確に高くなった。以上の結果は、外側前頭前野における神経細胞集団の遅延期間活動として表象される記憶情報の強度が、確信度判断の材料として利用されていることを示唆する。

本研究では、今回の結果を、メタ記憶研究と密接に関連する分野である、顕在記憶と潜在記憶の分類に関する研究との関係に基づいて議論したい。

ヒト前頭前野からの機能的結合のダイナミクス

～磁気刺激-脳電図(TMS-EEG)による因果的アプローチ～

梅田 和昌 (東京大学 大学院医学系研究科)

ヒトが何らかの課題に直面しているとき、前頭前野を含む連合皮質は、トップダウン信号により、その課題に関連した皮質領域の活動を変化させ、知覚、意思決定、行動に貢献する。この機能を実現するには、連合皮質のニューロン群と他の皮質領域のニューロン群との間の機能的結合 (functional connectivity) の変化が必要となる。ヒト脳における研究では、機能的磁気共鳴画像法 (fMRI) をもちいて、複数の脳領域における信号の相関や相互作用を示すことにより機能的結合にアプローチしてきた。しかしながら fMRI 研究では、時間解像度の低さから特定のタイミングにおける機能的結合の状態を知ることは困難であり、信号間の因果関係は解析技術や解剖学的関係から推定せざるを得ない。この問題を解決する一つのアプローチとして、近年、我々を含めた複数のグループにより、磁気刺激 (TMS) によって誘発される電位の変化を、脳波 (EEG) の同時記録によって追跡するシステム (TMS-EEG) が開発されてきた (Massimini et al., 2005; Morishima et al., 2009)。この手法では、TMS の対象領域から他の脳領域への機能的結合の状態を因果的に検証できるうえ、TMS のタイミングを変えることで、短い時間内におこる機能的結合の変化を高い時間解像度で検出することが可能である。本講演では、TMS-EEG を用いた我々のグループのこれまでの成果 (Morishima et al., 2009, Akaishi et al., 2010) と未発表の研究を紹介するとともに、現在新たに挑戦中の技術についても触れたい。

参考文献

- Massimini, M., Ferrarelli, F., Huber, R., Esser, S.K., Singh, H., and Tononi, G. (2005). Breakdown of cortical effective connectivity during sleep. *Science* 309, 2228-2232.
- Morishima, Y., Akaishi, R., Yamada, Y., Okuda, J., Toma, K., and Sakai, K. (2009). Task-specific signal transmission from prefrontal cortex in visual selective attention. *Nat Neurosci* 12, 85-91
- Akaishi, R., Morishima, Y., Rajeswaren, V.P., Aoki, S. and Sakai, K. (2010) Stimulation of the frontal eye field reveals persistent effective connectivity after controlled behavior. *J Neurosci* 30, 4295-4305

カテゴリに基づく推論的思考と行動制御の神経機構

筒井 健一郎（東北大学 大学院生命科学研究科）

高等脊椎動物は、経験した刺激－結果、あるいは刺激－反応－結果の関係を、それぞれ個別に学習するのではなく、同じ結果を導く刺激をグループ化して認識している、すなわち、刺激の機能的等価性に基づいて刺激のカテゴリ化を行っていることを示唆する知見がある（Vaughan 1988）。このような刺激のカテゴリ化は、情報表現の効率化に役立つだけでなく、同じカテゴリのメンバーは同じ性質を持つという、刺激の等価性に基づく推論的思考を行う基盤になりうる。本研究では、刺激等価性に基づくカテゴリの認識と、カテゴリに基づく推論について、その脳内機序を明らかにしていくことを目的とする。そのため、カテゴリを用いて推論を行わせる「カテゴリ逆転課題」をサルに行わせ、課題遂行中に前頭連合野の神経活動の細胞外記録を行った。

サルの前頭連合野には、報酬を予測する手がかりとなる視覚刺激に反応するニューロンが多く見つかった。それらのニューロンは、視覚刺激に対する反応から、大きく3つのグループに分けることができた。A) 刺激と連合している結果に関係なく、常に特定の範疇に属する刺激に強い反応を示し、カテゴリをコードしていると考えられるニューロン、B) 特定のカテゴリに属する刺激が特定の結果と連合しているときに強い反応を示し、カテゴリと結果の連合をコードしていると考えられるニューロン、C) どのような刺激でもそれが特定の結果に連合しているときに強い反応を示し、カテゴリを超えて、刺激によって予期される結果をコードしていると考えられるニューロン、である。これらの結果から、前頭連合野が、他の領域から入力されたカテゴリの情報に自らが保持しているルールを統合することによって、適切な行動を選択し、その情報を他の脳領域に出力していることが示唆された。

「カテゴリ逆転課題」のルール逆転時には、サルが1試行の誤りで新しいルールに適応することから、サルはカテゴリに基づく推論を行っていることが行動学的に示された。前頭連合野の推論への関わりを調べるために、各領域で記録されたCタイプのニューロン（有効なルールの違いに関わらず予期される結果をコードしているニューロン）が、どの程度はやくルールの変化に適応したかを調べた。その結果、前頭連合野のニューロンは、サルの行動と同様にルール逆転後の2試行目から新しいルールにその反応様式を適応させていた。このことから、前頭連合野は、推論や見通しに基づいて行動を制御することに関わっていることが示唆された。

