

機関番号：88001

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2008～2010

課題番号：20500362

研究課題名（和文）利他行動の誘発要因に関する研究

研究課題名（英文）Study on others-oriented behavior in monkeys

研究代表者

磯田 昌岐（ISODA MASAKI）

独立行政法人沖縄科学技術研究基盤整備機構・神経システム行動ユニット・代表研究者

研究者番号：90466029

研究成果の概要（和文）：利他行動など、他者指向性行動の発現には、他者の信念、意図あるいは欲求など他者の心理過程を把握することが重要である。他者との感情の共有に関わる内側前頭葉皮質が、行動意図や行動目標の共有にも関与しているのか否かを調べるため、2頭のニホンザルを用いた役割交替課題を開発し、神経細胞活動を解析した。内側前頭葉皮質には、自己（自己型）あるいは他者（他者型）固有の動作を表現する神経細胞以外に、自己と他者に共通の動作表現を担う神経細胞（共有型）が多数存在した。興味深いことに、他者型と共有型の神経細胞は、他者の行動情報を適切に処理できない個体においては極めて少数であった。

研究成果の概要（英文）：The emergence of others-oriented behavior, including altruistic behavior, may depend on grasping believes, intentions, or desires of others. Although the medial frontal cortex has been implicated in empathy, it remains unknown whether this cortical region is involved in shared understanding of other's intentions and goals. To address this issue, we devised a turn-taking task for two monkeys and recorded from individual neurons in the medial frontal cortex. Apart from neurons specifically encoding self-action (self type) and other's action (partner type), we found neurons that were activated by both self-action and other's action (shared type). Notably, partner-type and shared-type neurons were much less frequent in a monkey exhibiting difficulty monitoring the other's behavioral performance.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2009年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2010年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：総合領域

科研費の分科・細目：神経科学、神経・筋肉生理学

キーワード：共感、動作、意図、細胞活動、サル、内側前頭葉皮質

## 1. 研究開始当初の背景

利他行動などの社会指向性行動（あるいは他者指向性行動）の発現には、さまざまな認知的および感情的要因が関与していると考えられる。このことを考えるうえで、次の実験結果は特に興味深い。Millerらは(1967)、

2頭のサル(便宜的にサル1とサル2と表す)のそれぞれに対し、視覚的予告信号の提示から6秒以内に反応ボタンを押せば電気刺激を回避できるという条件付けを行ったのち、サル1を予告信号は見えるが反応ボタンがない部屋に（したがって反応ボタンを押せない）、

サル2を予告信号は見えないが反応ボタンは押せる部屋に配置した。サル2は、予告信号を見ることはできないが、テレビモニタを介してサル1の顔面を見ることができた。このような実験状況においてサル1に電気刺激の予告信号を提示すると、その表情をテレビモニタを介して見たサル2が、再現性良く反応ボタンを6秒以内に押し、それによってサル1が電気刺激を回避することができた。この際、予告信号に反応してサル1に認められた心拍数の上昇が、サル2においても同様に認められた。この実験結果は、類似の行動環境を経験している他者との心理的プロセスの共有が、他者指向的な行動の発現を促す可能性を示唆している。

心理的プロセスの共有メカニズムとして、いわゆる広義のミラーニューロンシステムが近年注目されている。なかでも、大脳皮質外側部（特に腹側運動前野と下頭頂小葉）は自己と他者の行動意図の共有に（Iacoboni et al., 2005）、大脳皮質内側部（特に帯状皮質）と島皮質は自己と他者の感情の共有に（Singer et al., 2004）、それぞれ関連すると考えられている。しかし、各脳領域における具体的な神経メカニズムについては、依然として不明の点が多い。

## 2. 研究の目的

他者指向性行動の発現には、行動環境を共有する他者の信念、意図、感情、あるいは欲求を理解することが重要である。これまで、内側前頭葉皮質は他者との感情の共有に関与することが示唆されてきたが、他者との動作意図や行動目標の共有にも関与するのかどうかについてはわかっていない。しかし、内側前頭葉皮質が、他者の運動情報を特異的に処理する上側頭溝から入力を受け（Luppino et al., 2001）、また、ミラーニューロンが存在する腹側運動前野とも豊富に解剖学的結合を有することを考えれば、その可能性は非常に高いと考えられる。本研究では、2頭のニホンザルを同時に用い、内側前頭葉皮質の神経細胞活動を解析することにより、この疑問を明らかにする。

## 3. 研究の方法

### (1) 被験個体

3頭のオスのニホンザルを用いた。実験計画は理化学研究所動物実験委員会で承認を得た。

### (2) 行動課題

#### ① 役割交替課題 (図1)

2頭のサルを、実験用テーブル(60×60 cm)を挟んで向かい合わせに座らせた。実験テーブルの上には、各サルに1個ずつのスタートボタンと2個ずつのターゲットボタンを配

置した。スタートボタンには赤色LEDを、ターゲットボタンには黄色LEDと緑色LEDを内蔵した。各試行においては、一方のサルがactorの役割をし、他方のサルがobserverの役割を行った。これら2つの役割は、2試行毎に交替した。報酬としてジュースを得るには、actorは正しい色（黄色か緑色）のターゲットボタンを選択し、右手で押す必要があった。この間、observerは、右手でスタートボタンを押し続けている必要があった。

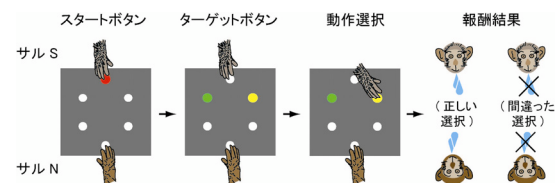


図1：役割交替課題の説明

各試行の時間推移は以下の通りである。まず、actorのスタートボタンが赤色に点灯し、actorは4000 ms以内にこれを押さなければならない。Actorがスタートボタンを押してから1000~1500 ms後にスタートボタンの赤色が消灯し、同時にactor側の2個のターゲットボタンが黄色と緑色に点灯する。左右どちらのターゲットボタンにどの色が点灯するかは、偽ランダムに決定された。報酬を得るために、actorはどちらかのターゲットボタンを3000 ms以内に押さなければならない。ある試行ブロック(5~17試行から構成され、試行数はランダムに決定)においては、黄色か緑色のどちらか一方が報酬と連合しており、その「正しい」色のターゲットボタンを押すと、actorおよびobserverの両者に報酬が与えられた。Actorが正しくない色のターゲットボタンを選択した場合には、どちらのサルにも報酬は与えられなかった。各試行ブロックの切り替えは予告信号なしに行われた。

### ② 餌取り課題

個体間の社会順位を推定するため、2頭のサルを向かい合わせに座らせ、両者の中間点に実験者が餌（レーズンまたはバナナ風味ペレット）を提示した。これを10試行繰り返し、各サルが餌を取った試行回数を記録した。

### (3) 神経細胞活動記録

各サルが役割交替課題を学習したのちに、神経細胞活動を記録するための準備として、全身麻酔下に無菌的手術を行った。

前補足運動野と帯状皮質運動野側部、ならびにそれらの前方領域を含む内側前頭葉皮質から単一神経細胞活動記録を行った。各記録部位は、術後のMRI画像を参考にし、電気生理学手法（視覚・体性感覚応答と微小電

気刺激)によって同定した。細胞活動の記録には直径 125 ミクロンのタングステン電極を用い、油圧式マイクロマニピュレーターによって操作した。

#### (4) その他の行動モニタリング

赤外線方式による眼位測定をサンプリングレート 250 Hz で行った。上肢・体幹の筋電図をサンプリングレート 100 Hz で記録した。さらに、Licking 運動を口輪筋電図あるいはひずみゲージによってモニターした (サンプリングレート 100 Hz)。

#### (5) データ解析

##### ①動作主関連活動の分類

動作遂行時の神経細胞活動が、動作主体 (自分か相手か) に対して選択性を示すかどうかを検定した。解析区間は、actor がターゲットボタンを押す直前の 200 ms とした。この区間の神経活動は、動作主体以外に、次の 3 つの要因の影響を受ける可能性がある: actor が選択したターゲットボタンの位置 (記録部位と同側か対側か)、ターゲットボタンの色 (黄色か緑色か)、そして各役割内の試行順位 (actor として 1 回目の試行か 2 回目の試行か)。したがって、これらを要因とする 4 元配置分散分析を行った ( $\alpha = 0.01$ )。

上記分散分析の結果、動作主を主効果にもち (自分 > 相手)、かつ自分が actor である試行において、解析区間の活動が同じ試行の対照区間 (ターゲットボタン点灯直前の 200 ms) の活動よりも有意に高い場合 (Wilcoxon signed-rank test,  $\alpha = 0.01$ )、その細胞を self type と分類した。同様に、動作主を主効果にもち (相手 > 自分)、かつ相手が actor である試行において、解析区間の活動が同じ試行の対照区間の活動よりも有意に高い場合、その細胞を partner type と分類した。また、分散分析の結果、動作主の主効果が有意ではないが、actor が自分である試行と相手である試行の両方において、解析区間の活動がそれぞれの対照区間よりも有意に高かった場合、その細胞を shared type と分類した。

##### ②眼位の効果

神経細胞活動の動作主選択性に対する眼位の影響を解析した。①と同一の解析区間 (ターゲットボタンが押される直前の 200 ms) において得られる 4 つのパラメータ (水平方向の平均眼位、水平方向の眼位変化、垂直方向の平均眼位、そして垂直方向の眼位変化) を共変量とし、共分散分析 ( $\alpha = 0.01$ ) を行った。

##### ③個体間の順位判定

2 頭ずつのペアにおいて餌取り課題を行い、10 試行からなる 1 セッションを、合計 7 セッションずつ行った。餌を獲得した試行数を Wilcoxon signed-rank test によって検定した。

#### 4. 研究成果

##### ①行動結果

役割交替課題において、サルが高い確率で報酬を得るためには、相手の動作をよく観察し、いまほどの色が正解なのか、あるいは正解の色が切り替わったのかどうかを判断する必要がある。行動解析の結果、サル 1 (M1) とサル 2 (M2) は、相手の動作とその報酬結果を統合し、自己の動作を正しく導くことができた。すなわち、報酬を得られなかった場合に、その原因が相手の誤った選択にあるのか、あるいは正解の色が切り替わったことによるのかを正しく識別し、その情報を次の自分の動作にいかすことができた (図 2)。他方、サル 3 (M3) は、他者の動作情報から自己の動作を正しく導くことが困難であった (図 2)。

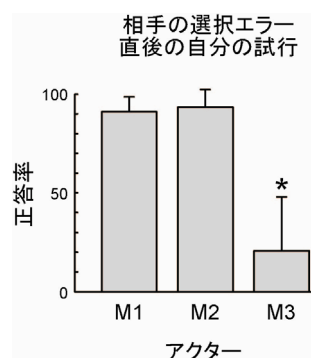


図 2 被験個体の行動解析結果

##### ②細胞活動結果

合計 1077 個の神経細胞から活動電位を記録した (M1: 601 個、M2: 261 個、M3: 215 個)。これらのうち、33%に相当する 356 個の細胞が、動作主関連活動を示した (表 1)。

	Partner type	Self type	Shared type	Total neurons recorded
Subjects				
M1	101	60	34	601
M2	37	40	26	261
M3	5	49	4	215
Total	143	149	64	1077

表 1 各細胞タイプのまとめ

図 3 に 3 つの神経細胞の活動を示す。図 3 左は partner type の神経細胞である。この細胞は、自分が動作を行う際には活動しないが (下)、相手が動作を行う場合には顕著に活動した (上)。図 3 中央は self type の神経細胞である。この細胞は、自分の動作遂行では顕著に活動するが、相手の動作遂行中は

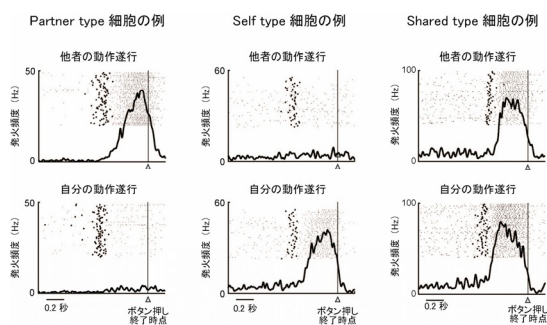


図3 各神経細胞の活動例

活動しなかった。図3右は shared type の神経細胞で、自分の動作遂行でも相手の動作遂行でも、同様に活動上昇が認められた。

これら動作主関連細胞のうち、ターゲットボタンの位置によって活動が影響を受けたのは 27% (95 個)、ターゲットボタンの色によって影響を受けた細胞は4% (15個)、各役割内の試行順位によって影響を受けた細胞は5% (18 個) であった。

興味深いことに、3 タイプの神経細胞の分布は、サル個体間によって異なっていた。すなわち、他者の動作を理解し、その情報を使って自己の動作を正しく制御できた2頭のサル (M1 と M2 ) においては、3 タイプとも多数記録されたのに対して、他者の動作情報を適切にモニターできなかったサル (M3) においては、partner type と shared type が非常に少ないことがわかった (表1)。この細胞分布の個体差は、個体間の社会順位によっては説明できなかった。

### ③眼位の影響

サルは自分が actor であるときは自分のターゲットボタンに視線を向け、相手が actor であるときには相手のターゲットボタンに視線を向けていた。したがって、self type と partner type の神経活動については、眼位の影響を検討する必要がある。共分散分析の結果、少なくとも70%以上の self type と partner type については、眼位の影響を考慮しても、有意な動作主体の主効果が存在することがわかった。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計7件)

① 磯田昌岐 & 吉田今日子 (印刷中) 前頭葉における自己と他者の動作表現. *Clinical Neuroscience*. 査読無し

② Isoda M & Hikosaka O (2011) Cortico-basal ganglia mechanisms for overcoming innate, habitual and

motivational behaviors. *European Journal of Neuroscience* 33: 2058-2069. 査読有り

③ Yoshida K, Saito N, Iriki A & Isoda M (2011) Representation of others' action by neurons in monkey medial frontal cortex. *Current Biology* 21: 249-253. 査読有り

④ Hikosaka O & Isoda M (2010) Switching from automatic to controlled behavior: cortico-basal ganglia mechanisms. *Trends in Cognitive Sciences* 14: 154-161. 査読有り

⑤ Isoda M & Hikosaka O (2008) Role for subthalamic nucleus neurons in switching from automatic to controlled eye movement. *Journal of Neuroscience* 28: 7209-7218. 査読有り

⑥ Isoda M & Hikosaka O (2008) A neural correlate of motivational conflict in the superior colliculus of the macaque. *Journal of Neurophysiology* 100: 1332-1342. 査読有り

⑦ Hikosaka O & Isoda M (2008) Brain mechanisms for switching from automatic to controlled eye movements. *Progress in Brain Research* 171: 375-382. 査読有り

[学会発表] (計9件)

① Isoda M (2011) Role of different medial frontal regions in monitoring the behavior of others. COSYNE2011 (2月28日, Salt Lake City, USA).

② Yoshida K & Isoda M (2011) Role for the medial frontal cortex in monitoring other's action. 第1回東北大学脳科学国際シンポジウム(1月21日, 仙台).

③ Isoda M (2011) Monitoring other's action and the role of the medial frontal cortex. 第11回脳と心のメカニズム冬のワークショップ (1月13日, 留寿都).

④ Yoshida K, Saito N, Iriki A & Isoda M (2010) Learning from other's error and the role of the medial frontal cortex in monkeys. 第40回北米神経科学学会大会 (11月17日, San Diego, USA).

⑤ Isoda M (2010) Your action or mine? A neuronal code for others' action in monkey medial frontal cortex. 生理学研究所ワークショップ「身体性のメカニズム」 (10月22日, 岡崎).

⑥ Isoda M, Yoshida K, Saito N & Iriki A (2010) Representation of self and other actions in the medial frontal cortex. 第33回日本神経科学学会大会 (9月3日, 神戸).

⑦ Isoda M (2010) Cortico-basal ganglia mechanisms for switching from automatic to controlled behavior. 第87回日本生理学会大会 (5月19日, 盛岡).

⑧ Isoda M, Yako K, Saito N & Iriki A (2009)  
Neuronal basis of socially oriented  
performance monitoring. I. Design of a  
behavioral paradigm for monkeys. 第39回  
北米神経科学会大会 (10月20日, Chicago,  
USA).

⑨ Yako K, Saito N, Iriki A & Isoda M (2009)  
Neuronal basis of socially oriented  
performance monitoring. II. Agent-related  
neuronal activity in the medial frontal  
cortex. 第39回北米神経科学会大会 (10月  
20日, Chicago, USA) .

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

磯田 昌岐 (ISODA MASAKI)

独立行政法人沖縄科学技術研究基盤整備機  
構・神経システム行動ユニット・代表研究者  
研究者番号：90466029

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

なし