

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 3 月 31 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2009～2011

課題番号：21500365

研究課題名（和文）経時的に呈示されるオブジェクトのカウンティング神経機構

研究課題名（英文）Neural Mechanism in Numerical Counting Processes of Presented Objects

研究代表者

嶋 啓節（SHIMA KEISETSU）

東北大学・大学院医学系研究科・助教

研究者番号：60124583

研究成果の概要（和文）：人間を含む動物は数の認識や簡単な計算が可能であることが報告されており、共通の数の認知機構を所持していることが提唱されている。サルでこのことを行動心理学的に検証した。実験では左右の操作子の数的道具の操作により視覚対象の個数の増減が可能である。指示された数的操作を道具により行なう課題（指示課題）、と目標とする数まで与えられた数を操作する課題（目標指向的課題）を遂行させた。行動解析の結果、サルは指示課題、目標指向的課題を学習できた。目標指向的課題では数の選択率は数が大きくなる程、正解率が低くなった。左右の道具と数的操作の関係を逆転時、結果から道具を切り換え目的とする数に近づく正しい操作を行うことができた。さらに、左右の道具と数的操作の関係を逆転すると、道具と数的操作の関係を学習した。

研究成果の概要（英文）：Previous behavioral studies in primates have suggested the existence of two distinct elements in numerical system, such as approximate and precise numerical systems. How the precise numerical system is operated in the monkey. We trained two monkeys to perform a numerosity-based operation task and examined the effect of numerosity on the performance level. Two distinct number systems exist with the critical object index-number of 4. The monkey was able to change the number of dots. The monkey was able to adjust device-use to change dot numbers toward a target number. Also, the monkey successfully switched to effective device-use, and the device-use chosen in the first step of each trial was become effective after several trials. It was suggested that intra-trial and inter-trial switching behavior may have different mechanisms.

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2010年度	700,000	210,000	910,000
2011年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

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：細胞活動、カウンティング、サル、認知課題、数的操作

1. 研究開始当初の背景

数の認知における人間と動物の相同性に関して、いくつかの類似性が指摘されている。人間に2つのアラビア数字を提示し、数の大小比較をさせると、2つの数の差が大きい程、反応時間が早くなる、数の差効果(numerical distance effect)が1967年にMoyerらにより報告された。その後、同様の課題にて2つの数の差を固定した時、数そのものの大きさが大きくなる程、反応時間が遅くなる数の大きさの効果(numerical size effect)が報告されている。同様に、サルやチンパンジーを含む霊長類からラットやハトなど様々な種で、反応時間や正解率に数の差の効果または数の大きさの効果が報告されている。これらの効果はアナログ的な数量表現において認められ、Weberの法則により特徴づけられる。Weberの法則とは1834年にWeberが発見したもので、物体の重さの違いを検出する際、その物体が重い時には違いを検出するのにより大きな差が必要となり、物体が軽い時には小さな差で違いを検出できることから発見された。この法則によると、重さの違いを検出するのに必要な差(ΔI)は2つの重さの大きさ(I)に比例し、 c を定数とすると：

$$\Delta I/I = c$$

で表現され、その後の研究で、音の大きさや、明るさなど、様々な感覚がこの法則に従うことが明らかとなった。Fechnerはこの法則を拡張し、感覚の大きさ(S)は次の式にて説明されるとした。

$$S = k \cdot \log(I)$$

数の認知も同様の法則に従うのか明らかではないが、数の認識もWeberの法則に従い、その表現様式は複数の数にまたがって連続的であり、数が大きくなる程、近似的な数を表現する。最近の研究では、サルが2組の視覚対象の個数を暗算により足して、その答えに一致する個数の刺激を選択する際、その行動結果は人間と同様の近似的な結果を示し、サルによる足し算においても近似的に数が表現されていることが認められている。

また、数の認識に関わる脳領域においても、人間と動物において類似性が確認されている。人間における数の認識に関わる脳部位としては1940年代の初頭に頭頂葉の障害において失算、失書、手指失認、左右失認を来したとの臨床報告がある。その後、脳機能画像による研究において、計算や、非言語的に物体の個数を数える課題において両側の頭頂間溝の活動が確認されている。サルにおける単一ニューロン記録法における研究でも、澤村、嶋、および丹治が上頭頂小葉から運動回

数に関連する細胞活動を発見した。その後、頭頂間溝から視覚対象の個数に関連する細胞活動が発見されている。このように、脳の関連領域においても、人間と動物において共通の領域が確認されている。

系統発生的に人間と動物は、種を超えた共通の数の認知機構を有していることが推測されている。

2. 研究の目的

サルが数的操作を行なう目的で目標指向的に道具を使用できるかという点を明らかにする。

サルに数的操作を行なう道具を導入し、指示された数的操作を道具により行なう課題(指示課題)、目標とする数まで与えられた数を道具により操作する課題(目的試行的課題)の2種類の課題を訓練した。今回、検討する点は第一に、サルが数以外の特徴を手掛りとして課題を行なっていないかどうか。そして、第二に道具使用の行動結果がウェーバーの法則により説明されるかどうか。第三にサルの行動が単純なオペラント条件づけによるものではなく、目的志向的であることを検討するため、道具とその結果の関係に変化を加え、行動結果に何らかの変化が生じるか否かについて検証する。第四は、数的道具の知識が特定の状況下に限った知識であるかと調べるため、異なる課題間で左右の手と数的操作の対応関係が伝播するかどうかを検証する。

3. 研究の方法

2頭のニホンザルに対して数的道具を使用する課題を訓練した。

(1) 数的道具

数的道具は左右1対の操作子(道具)より構成される。操作子であるハンドルは使用していない時にも中立位に保持する事を要求した。この数的道具は左右どちらかの道具を使用(回転)すると道具の状態に応じて視覚対象が増減する。数的道具には2種類の状態があり、道具使用1の状態では左の道具を使用すると視覚対象が1つ増加し、右の道具を使用すると視覚対象が1つ減少する。道具使用2の状態では右の道具を使用すると視覚対象が1つ増加し、左の道具を使用すると視覚対象が1つ減少する。このような数的道具を用いてサルを訓練した。視覚対象の個数は0から6まで表示が可能である。道具の使用回数については制限がなく、自由に操作できるが、同時に左右の道具を使用した場合、エラーとした。この数的道具を用いて、2種類の課題

を訓練した。ひとつは指示課題で、この課題では、視覚刺激で指示された数の操作をする事を要求した。もうひとつは目的指向的課題で、この課題では目的とする個数まで数を操作する事を要求した。

(2) 指示課題

指示課題では、サルが数的操作の視覚指示信号を操作と結びつける事ができるかどうかを調べた。サルはまず左右の道具を中立位に保持し、かつコンピューター画面を固視すると、課題が開始する。700ms以上固視を続けると、赤枠と併に視覚指示(図形)が現れ、500msの間表示され、消失した。100msの遅延期間後、開始の音刺激と同時に、開始数として1群の視覚対象を提示し、サルに1500ms以内に操作を開始することを要求した。視覚指示としては「+」の時には増加させる操作、「-」の時には減少させる操作を指示した。操作開始後、もしくは開始の音刺激の後、サルが1500ms以上操作を行わなかった場合、画面上に提示された視覚対象の個数をサルの選択した数として記録した。指示が「+」の画像の時、道具を繰り返し用いて開始数を増加させていきサルの選択した数が開始数よりも増加していたら報酬を与えた。指示が「-」の画像の時には道具を繰り返し用いて開始数を減少させていき、サルの選択した数が開始数よりも減少していたら報酬を与えた。サルの操作回数に制限は設けなかった。2つの視覚指示に対して、開始数で提示される物体の個数は1個から3個までランダムに提示した。

(3) 目的指向的課題

指示課題の訓練が終了後、目的指向的課題では、与えられた数を目標とする数に一致するまで操作する事を要求した。サルはまず左右の道具を中立位に保持し、画面を固視すると、課題が開始する。700ms以上固視を続けると、赤い枠と併に一群の視覚対象が500ms間、表示され、消失する。その個数が目的数となる。100msの遅延期間後、新たな一群の視覚対象が出現し、この個数が開始数となる。開始数の刺激出現と同時に開始の音が呈示され、サルは1500ms以内に操作を開始することが要求される。目的数の数が開始数の数よりも、大きい場合は目的数に一致させるため、道具使用1では左の道具を繰り返し用いて開始数を増加させ、目的数に一致するまで繰り返し操作をする。目的数の数が開始数の数よりも、小さい場合は目的数に一致させるため、道具使用1では右の道具を繰り返し用いて開始数を減少させ目的数に一致するまで繰り返し操作をする。もし、サルが1500ms以上操作を行わなかった場合、画面上に提示された視覚対象の個数をサルの選択した数として記録した。選択した数が目的数と一致した時のみ、200msの遅延後、報酬のジュー

スが与えられた。目的数と開始数はそれぞれ0から4まであり、合計25種類の組み合わせを偽ランダムに提示した。それぞれの視覚刺激はセッション毎に新たに作成し、目的数と開始数の視覚刺激は空間的に重ならないようにした。目的数の範囲は0-4であるため、サルが選択した数が目標とする数と一致するための選択率のチャンスレベルは20%と設定した。道具使用変換の間隔は50試行毎とした。

(4) 課題変換

目的指向的課題の訓練終了後、一つの課題にて得た道具使用の知識がもう一つの課題に伝播するかという目的で、一つの課題にて道具使用を変換した後、25試行後にもう片方の課題に変換した(課題変換)。道具使用変換は100試行毎、課題変換と同じタイミングで導入した。

(5) 視覚刺激

指示課題、目的指向的課題において目的数、開始数として与えた視覚刺激は黒い背景にいくつかの白い点を組み合わせ提示した。1群の点を対角線長が 6° の視覚的角度からなる正方形の枠の内部に提示した。目的数を提示中のみ赤い枠を提示し、開始数を提示中は枠を提示しなかった。0の数については、枠の中に黒い背景のみ表示した。数以外の視覚的特徴の数操作課題への影響を調べるため6種類の視覚刺激のタイプを準備し(標準、同一面積、同一円周、高濃度、低濃度、直線的)、その影響をみた。標準の刺激条件では、同じ大きさの点をランダムに配列した。同一面積の刺激条件では数の違いに関わらず、それぞれの点の面積の総和が一定である。同一円周長の刺激条件では数の違いに関わらず、それぞれの点の円周長の総和が一定である。高密度の刺激条件は各々の点の平均距離が視覚的角度で 1° 未満となるよう配置した。低密度の刺激条件は各々の点の平均距離が視覚的角度で 3° を超えるよう配置した。線形配置の刺激条件では各々の点を直線上に配列した。毎セッションごと、新しい視覚刺激を作成した(目的数については1から4の数に対して、60パターン、開始数については各々の刺激セットに対して60パターン作成した)。

(6) 訓練過程

道具使用1、道具使用2を交互に切り替え、道具使用変換も導入した。正解率が9割に達し、サルが視覚指示を区別できるようになった時点で、目的指向的課題の訓練に移行した。目的指向的課題では全ての数の組み合わせを訓練せず、各々のサルに対して2組の組み合わせを残しておき、他の組み合わせについて訓練に伴う正解率の上昇が見られなくなった時点で、それらの組み合わせに対してのテストを行なった。その後、道具使用変換を

導入し、同様に訓練に伴う正解率の上昇が見られなくなった時点で道具使用変換のテストを実施した。引き続き、指示課題を導入し、課題変換を訓練した。指示課題、目的指向的課題におけるそれぞれの正解率と元の正解率との差が見られなくなった時点で課題変換のテストを行なった。

□

4. 研究成果

(1) 数を手掛りに課題を遂行していることの検証：

指示課題におけるサルの正解率は「+」の指示(94%)でも「-」の指示(90%)でもチャンスレベル(50%)より優位に高かった[2項検定 +: $p < 0.0001$, -: $p < 0.001$]。引き続き目的指向的課題の訓練に移行し、訓練終了後、未訓練の数の組み合わせに対してテストを行なった。訓練していない数の組み合わせに対する正解率64%はチャンスレベル20%よりも優位に高かった[2項検定 $p < 0.00001$]。全ての組み合わせについての正解率の平均(77%)はチャンスレベル(20%)より優位に高く[2項検定 $p < 0.00001$]、数に依存した結果を示したがそれについては後述する。サルが低レベルの視覚的特徴を手がかりに課題を行っていないことを確認するべく、6タイプの刺激(標準、同一面積、同一円周長、高密度、低密度、直線的)を視覚刺激に用い、それぞれの刺激と目標数に対するサルの課題正解率を解析した。6(刺激)×4(目標数)の分散分析による解析結果において、目標数による効果のみ認め、目標数により正解率が異なることが分かった[F(3,48)=2.80, $P < 0.001$]。さらに2頭のサルと6種類の視覚刺激にても分散分析を行なった。その結果、主効果(サル: $p=0.47$, 刺激: $p=0.53$)、交互作用($p=0.61$)、共に認めなかった。

(2) サルの行動結果における近似的数表現：

数に依存して成績が変わるという事を詳細に調べるために、それぞれの目標数において、サルがどの数を選択したか選択率を解析した。結果は目標数が大きくなるほど、正しい選択が少なくなり、分布が広がっていることが分かった。その行動結果がWeber則に従った特性を示すか否かを検討するために、Dehaeneにより改良された人間の数における心理物理学的モデルを利用し、モデルへの適合性を検証した。サルが目標数の内的表現に基づいて正確に数を選択した時、数の選択率($P_{\text{Selection}}$)は、次の式で与えられる。

$$P_{\text{Selection}(n_S, n_T)} = \frac{1}{\sqrt{2\pi}w(n_T)} \exp\left(-\frac{(n_S - n_T)^2}{2w(n_T)^2}\right)$$

$$w(n_T) = w \times n_T$$

n_S はサルの選択した数、 n_T は目標数、 $w(n_T)$ は標準偏差を表しウェーバー比 $w \times n_T$ と同義である。その結果、ウェーバー比 (w)は0.24と推定され、決定係数(r^2)は0.82となり、行動結果はウェーバー則に従うことが分かった。

近似的数表現においては、2つの数の大きさを答える際、2つの“数の差”(numerical distance)が小さいほど、反応時間が長くなる、数の差の効果(numerical distance effect)、2つの数の差を固定したとき、“数の大きさ”(numerical size)が大きくなる程、反応時間は遅くなる、数の大きさの効果(numerical size effect)が認められている。これらの効果の有無を調べるため、1手目の反応時間に与える数の大きさを、数の差の影響を見るため、その2つの因子により平均反応時間を3次元プロットした。反応時間に対して次の式による線形回帰分析を行った。

$RT = a_0 + a_1 \text{Max}(n_T, n_I) + a_2 |n_T - n_I|$
 RTは開始信号から1手目の道具使用開始までの反応時間を示し、 n_T は目標数、 n_I は初期数をそれぞれ示す。Max(n_T, n_I)は数の大きさを表し、 n_T, n_I のうち大きい方と定義し、数の差は n_T, n_I の差の絶対値と定義した。 a_0, a_1, a_2 はそれぞれ回帰係数である。線形回帰分析における決定係数は高い値を示した[$r^2=0.81$]。回帰係数は a_1 が61.3で正であり($p < 0.001$)、2つの数のうちの大きい方(numerical size)が大きくなるほど反応時間は長くなっており数の大きさの効果を認めた。その一方で、 a_2 は-83.2で負の値であり($p < 0.001$)、目標数と開始数の差(numerical distance)が小さくなるほど、反応時間は長くなる、数の差の効果が認められた。

さらに1手目の操作開始後、2手目以降の反応時間における数の差の効果を調べるために、操作時に提示されている数と目標数の差分を、2手目以降の数の差として定義した。2手目以降の反応時間について数の差による回帰分析を行った。その結果、2手目以降の道具使用においても同様に、数の差が減ると反応時間は長くなることが分かった[$r^2 = 0.77$, 回帰係数 = -37.6, $p < 0.001$]。

(3) 目的志向的道具使用の検証：

サルは道具の状態が変わった際、目的指向的に道具の使用を変換しているか、道具の状態を道具使用1の条件と道具使用2の条件の間で、あらかじめ指示信号なしに切り換えたとき(道具使用変換)、サルがどのような行動を取るのか、目的指向的課題における道具使用変換前後の行動解析を行なった。

道具使用変換の直後の試行の時、1手目の道具使用においては、目標とする数に向かって適切に操作をした割合を求めた（目的指向的な道具使用率）。1手目の道具使用では道具の状態が換わったことにサルは気づいていないため、道具使用変換後、前の道具使用をしてしまい、結果として目的指向的な道具使用率は著しく低下していた[平均 = 1.6%]。しかし、直後の第一試行の時にサルは数を決定するまでの道具の平均使用数は代償的に増加していた[平均 = 4.7回]。最終的には、正しく目的とする数にたどり着き、たとえ道具使用変換直後の1試行目であっても、報酬を得た割合は道具使用変換前後で変わっていないかった[道具使用変換前 対 道具使用変換後：85% 対 71%；McNemar's test $z=1.07, P=0.28$]。2手目以降の道具使用について調べると、2手目の道具使用[平均 = 33.2%]、3手目の道具使用[平均 = 68.4%]と目的指向的な道具使用率は徐々に回復し、最後の道具使用では明らかな上昇を認めた[平均 = 98%]。

(4) 道具使用の課題間伝播：

道具の知識が一つの課題から他の課題に伝播するかを調べるために、指示課題と目的指向的な課題を25試行ごとに交互に課題変換し、その時のサルの行動解析を行なった。最初、目的指向的な課題から指示課題へ変換した時の行動を調べた。課題変換の前後で、1手目について目的指向的な道具使用率を調べたところ、課題変換の直前直後で、選択率に優位な差を認めず[課題変換前 VS. 課題変換後：95% VS. 100%；McNemar's test $z=1.07, P=0.29$]、数的道具使用が目的指向的な課題から指示課題へ伝播していた。

指示課題より目的指向的な課題へ変換した時についても同様に調べた。結果は、課題変換の直後は目的指向的な道具使用率に優位な差を認めず[課題変換前 VS. 課題変換後：97% VS. 98%；McNemar's test $z=1.00, P=0.32$]、数的道具の知識が指示課題から目的指向的な課題へ伝播していた。サルは目的指向的な課題と指示課題の複数の文脈において数的道具の知識を保持することが可能であることが分かった。

考察

ニホンザルに数的道具を操作する課題を訓練し、その行動結果を解析した。その結果、次の4点が明らかになった。①サルの行動結果は数以外の視覚的特徴には影響を受けなかった。②目標志向的な課題において、数の選択率、反応時間はいずれも近似的数表現に従っていた。③道具使用とその効果の関係を交換すると、報酬の情報によらず、サルは自ら行なった結果に基づいて、道具使用を変換した。さらに、④サルは二種類の異なる数的課

題の間で、数的道具の知識は伝播することが分かった。以上から、ニホンザルが数の操作という高次の認知的目標を達成するために道具を使用できることを示した。

近年、人間も動物も共通の数表現を所持していることが示されており、それらは、近似的数表現 (Approximate Number System :ANS) と呼ばれている。ANSの特徴として行動結果は二つの数の比率に依存し、数の差の効果、数の大きさの効果が良く知られている。本研究においても、目標志向的な課題における数の選択率、および反応時間で、これらの効果を確認する事ができ、サルの行動が近似的数表現に基づいている事が分かった。また、二手目以降の操作にも数の差の効果が現れており、サルは操作終了まで、数に依存した行動を行なっていることが確認された。一方、これまでの報告によると、複数のステップが要求される空間目標課題においては、残りのステップが減少するにつれて反応時間が短くなることが示されている。数の目標に近づく程、数の差が小さくなり、個数の分別が難しくなった結果、反応時間が増加するものと考えられ、サルの行動が最後まで、数によって規定されていることを示している。

また、非言語的数表現としては ANS の他に Precise number system (正確な数表現システム) も知られている。この数表現法の特徴は、早くて正確な数の認識機構であるが、小さい数に限られ、そのおおよその限度は4であることが報告されている。この研究で使用した数は0-4の範囲で、Precise number system で処理可能な範囲であるが、行動結果は明らかに2つの数の比率に依存するANSに従う結果であった。原因は不明であるが、課題によりどちらの数認識機構が機能するか決まる傾向があり、今回の課題においてはANSが機能したと考えられる。5以上の数を使用した際には目的数の大きさに依存して曖昧なエラーの多い結果を呈することが予測される。同時に反応時間は2つの数の比率に依存し、数の差の効果、数の大きさの効果も見られることが予測される。マカクサルで行なった実験で最も数の多いものは30まで報告されており、同様のプロフィールが確認されている。

数以外の視覚的特徴は、総面積、総円周長、密度、配列に関して検討を行った。サルの正解率に差を認めないことから、数以外の刺激特徴を基に課題を行なっていないことが示唆された。他に確認すべき点としては、①個々の視覚対象の形状を変えた際にどうなるか(三角形、四角形等)という点がある。また、同様に②個々の視覚対象の色を変化させた時のテストが必要である。また、③それぞれの視覚対象の大きさをランダムに変化

させた際どうなるかという点が考え得る。最後に、④報酬によりオペラント学習を行なっているの、ここで使用したそれぞれの刺激パターンに依拠して、それぞれ個別の解法を学習した可能性が考えられる。①-③について今回の研究においては実際に検証を行なっていないが、過去に発表された論文によるとマカクサルにおいて①-③の様な状況でも二つの数の割合が適切であればチャンスレベルを超えて課題を正解できると報告されている。また、④については、今回初めて経験する数の組み合わせに対しても、チャンスレベルを超えて課題を正解できたことから、サルがルールを一般化して理解していることが示唆され、単なるオペラント学習では説明できない。

道具を目的指向的文脈で使用しているの、であろうか？この研究での、道具使用による行動が真に目的志向的行動であるかを検討した。道具使用の変換後、サルは不適切な操作結果を確認後、即座に道具を切り替え課題の目的を達成することが可能であった。この結果は、目的が達成されないことを確認後、行動を変換して目的を達成しようとする目的志向的行動であり、慣習的な行動とは明確に区分されるものである。今回のサルの道具使用は目的試行的行動であり、道具使用の定義を満たす。要求の異なる2つの課題間において、数的道具の伝播が確認された。このことはサルが数の増・減という操作を個々の課題において個別に行なっているのではなく、共通した操作知識として統一して理解している事を示すものである。

多数の論文が、動物における道具使用を論じているが、それらは運動機能の拡張、もしくは感覚情報の獲得のために用いられる物理的道具の範疇である。本研究でのサルの行動における道具の使用は高次認知機能である数を対象として、道具の操作を行なうものであり、動物が認知的道具を使用可能であることを示した。

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 5 件)

①Miyazaki,A., Nakajima,T., Shima,K., Mushiake,H., (2012)

Neuronal activity in the prefrontal cortex during performance of a dual task consisting of a main- and an interrupting-task.

Int. Conf. Cog. Neuro. Vol. 3, 印刷中、査読有

②中島 敏, 宮崎 淳, 嶋 啓節, 虫明 元 (2011)

順序動作課題と割込課題からなる二重課題を制御する神経機構
日本神経回路学会誌 Vol.18、129-134、査読無

③Shinomoto, S, Omi, T, Mita, A, Mushiake, H., Shima, K., Matsuzaka, Y., Tanji, J. (2011)
Deciphering elapsed time and predicting action timing from neuronal population signals.
Front. Comput. Neurosci. 5: Article 29 (1-11). 査読有

④Sawamura, H., Shima, K., Tanji, J., (2010)
Deficits in Action Selection Based on Numerical Information after Inactivation of the Posterior Parietal Cortex in Monkeys.
J. Neurophysiol. 104:902-910, 査読有

⑤ Mita, A., Mushiake, H., Shima, K., Matsuzaka, Y., Tanji, J., (2009)
Interval time coding by neurons in the presupplementary and supplementary motor areas.
Nat Neurosci. 12: 502-507, 査読有

6. 研究組織

(1) 研究代表者

嶋 啓節 (SHIMA KEISETSU)
東北大学・大学院医学系研究科・助教
研究者番号: 6 0 1 2 4 5 8 3

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし