

霊長類前頭前皮質ニューロンによる

社会行動の視覚情報処理

学位論文内容の要旨

【背景と目的】

多数の生態学的研究によって、霊長類が、個体間の社会行動に従って、適切な社会関係を営むことが示されてきた。これらは、ヒトの訓練による行動ではなく、霊長類が自発的にとった行動である。したがって、霊長類にとって個体間の社会行動は重要であり、その視覚情報を霊長類は自発的に処理することが示唆される。

先行研究を踏まえると、霊長類の外側前頭前皮質 (lateral prefrontal cortex; LPFC) のニューロンが、社会行動の視覚情報を自発的に処理することに関与すると考えられる。

この仮説を検証するために、私は、サルがグルーミングやマウンティングなどの社会行動を含んだ動画と、アイコンタクトやボディコンタクトといった社会行動を含まない動画を、それぞれ注視している際の LPFC のニューロン活動を調べた。

【対象と方法】

2頭のオスのニホンザルに、動画注視課題を訓練した。この課題は、サルがレバーを押すことで始まり、その後、サルが画面上に提示された注視点を1秒間注視していると、動画刺激が画面中央に提示された(動画提示期)。動画提示後、動画の最後のフレームを0.25-1秒間静止画像として提示した後、それが消えるのを合図にサルがレバーを放すように訓練した。サルが0.8秒以内にレバーを放すと、報酬として水を与えた。

社会行動のタイプによる影響を調べるために、以下の3タイプの音声のない動画刺激を用意した：グルーミング刺激(手や口で皮膚や毛を繕う)、マウンティング刺激(一方の個体が、もう一方の個体に後ろから乗る)、対照刺激(個体間でアイコンタクトやボディコンタクトをしていないもの)。刺激はいずれも被験体のサルと接触したことの無い、オスとメスのサルが映されたものを用いた。通常は、それぞれのタイプの動画刺激が2種類ずつ、合計6種類の刺激が含まれた刺激セットを用いた(標準セット)。いくつかの記録セッションでは、より多くの動画刺激に対するニューロン活動を調べるために、動画刺激を追加した(確認セット)。また、確認セットのグルーミング刺激には、2個体間のグルーミング刺激だけでなく、3個体間で行われる社会的グルーミングの刺激と2個体が自身をグルーミングするセルフグルーミングの刺激を加えた。さらに、顔や体の局所的な動きによるニューロン活動への影響を調べるために、標準セットの刺激(オリジナルの刺激)をモザイクにした刺激とスクランブルにした刺激を用意した。モザイク刺激とスクランブル刺激は、標準セットとあわせて同じセッション内でランダムに提示した。

課題遂行中、サルの LPFC から単一ニューロン活動を細胞外記録した。解析は、動画提示期のニューロンの平均発火頻度に対して行った。まず、社会行動のタイプによるニューロン活動への影響を調べるために、一元配置分散分析と多重比較検定を適用した。また、モザイク刺激とスクランブル刺激に関しては、オリジナルの刺激に対するニューロン応答と比較するため、動画条件(オリジナル刺激、モザイク刺激、スクランブル刺激)と刺激のタイプ

(グルーミング, マウンティング, 対照)を要因とした二元配置分散分析を適用し, その後, 多重比較検定を行った. さらに, 社会的グルーミング刺激, セルフグルーミング刺激, 対照刺激に対するニューロン活動を比較するために, 一元配置分散分析を適用し, その後, 多重比較検定を行った. 定量解析としては, ニューロン活動として, 社会行動と対照をどの程度区別しているのか調べるために, 弁別能力インデックスを計算した.

【結果】

行動課題遂行中の2頭のサルのLPFCより546個のニューロンの活動を記録した. このうち, 多くのLPFCのニューロンが, 標準セットの特定のタイプの社会行動の動画刺激に対して, 対照刺激と比較して有意な活動の変化を示した. これらを, グルーミングで有意な活動の変化を示したGニューロン(174個)と, マウンティングで有意な活動の変化を示したMニューロン(16個)に分類した.

標準セットの動画刺激に対して見られたニューロン応答が, 他の動画刺激に対しても見られるかを確認するために, 一部のニューロンでは確認セットの動画刺激に関してもニューロン活動を調べた. その結果, 標準セットによって分類された大多数のGニューロンとMニューロンは, 確認セットのグルーミングとマウンティングにおいても, 有意な活動の変化を示した.

また, 顔や体の局所的な動きによるニューロン活動への影響を調べるために, モザイク刺激とスクランブル刺激におけるニューロンの応答を, オリジナルの刺激に対する応答と比較した. その結果, GニューロンとMニューロンの示した有意な活動の変化は, モザイク刺激に対しても同様に見られたが, スクランブル刺激に対しては見られなかった.

さらに, ほとんど(89%)のGニューロンは, 社会的グルーミングでは有意な活動の変化を示したが, セルフグルーミングでは有意な活動の変化を認めなかった.

GニューロンとMニューロンが, それぞれグルーミングとマウンティングを対照に対して, どの程度区別しているかを定量化するために, 弁別能力インデックスを計算した. その結果, ニューロン集団としてもGニューロンとMニューロンは, それぞれグルーミングとマウンティングを対照に対し有意に弁別するが, 弁別能力はGニューロンよりMニューロンが高かった.

【考察】

本研究では, グルーミング刺激で有意な活動の変化を示したGニューロンと, マウンティング刺激で有意な活動の変化を示したMニューロンを見つけた. これらのニューロンは, 動画刺激の様々なコンポーネントによらず, 特定のタイプの社会行動に対して, 有意な活動の変化を示した. したがって, GニューロンとMニューロンは, それぞれグルーミングとマウンティングといった特定の社会行動そのものをコードしていると考えられる. また, GニューロンとMニューロンの示した, 有意な活動の変化は, モザイク刺激に対しても同様に見られたが, スクランブル刺激に対しては見られなかった. このことから, GニューロンとMニューロンが示した活動は, 顔や体の局所的な動きによるものではなく, 全体としての社会行動の動きによるものであると考えられる. ほとんどのGニューロンは, 社会的グルーミングでは対照と比較して有意な活動の変化を示したが, セルフグルーミングでは有意な活動の変化を示さなかった. この結果は, Gニューロンが社会的なグルーミングにのみ応答することを示唆する. ニューロン集団としてもGニューロンとMニューロンは, それぞれグルーミングとマウンティングを対照に対し有意に弁別することが示された. 以上の結果は, GニューロンとMニューロンによって, それぞれグルーミングとマウンティングの視覚情報が自発的に処理されることを示唆する.

【結論】

本研究の結果は, LPFCの多くのニューロンによって, 社会行動の視覚情報が自発的に処理されていることを示唆する. このようなLPFCの神経機構は, 実際に社会的状況で行動を制御するための神経機構と密接に関連している可能性がある. これらの神経機構の働きに

よって、我々を含めた霊長類は、個体間の社会行動に従って、適切な社会関係を営むことができるのかもしれない。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 福 島 菊 郎
副 査 教 授 渡 辺 雅 彦
副 査 教 授 神 谷 温 之

学 位 論 文 題 名

霊長類前頭前皮質ニューロンによる

社会行動の視覚情報処理

本学位論文は、「霊長類の前頭前皮質ニューロンによる社会行動の視覚情報処理」の解明を目的としたものである。

先行研究を踏まえ、申請者は、「霊長類の外側前頭前皮質 (LPFC) のニューロンが、社会行動を自発的に分類することに関与する」との仮説を立てた。これを検証するために、申請者は、2頭のニホンザルにグルーミングやマウンティングといった社会行動を含んだ動画と、アイコンタクトやボディコンタクトといった社会行動を含まない動画 (対照刺激) を注視する行動課題を訓練した。

行動課題遂行中のサル LPFC から記録したニューロンの多くが、特定のタイプの社会行動の動画刺激に対して、対照刺激と比較して有意な活動の変化を示した。これらを、グルーミングで有意な活動の変化を示した G ニューロンと、マウンティングで有意な活動の変化を示した M ニューロンに分類した。G ニューロンの割合は、M ニューロンよりも有意に大きかった。

これらの G ニューロンと M ニューロンの示した有意な活動の変化は、オリジナルの動画をモザイクにしても同様に見られたが、スクランブルにすると見られなくなった。したがって、G ニューロンと M ニューロンの活動の変化は、顔や体の局所的な動きによるものではないことが示された。

G ニューロンと M ニューロンが、それぞれグルーミングとマウンティングを対照に対して、どの程度区別しているかを定量解析した。その結果、弁別能力は G ニューロンより M ニューロンが高かった。このように弁別能力が異なっていたことは、社会行動のタイプによって処理様式が異なることを示唆する。

以上より、LPFC のニューロンによって社会行動が自発的に分類されていることが明らかとなった。

学位論文公开发表において、申請者は、まず副査の渡辺教授より 2 点の質問を受けた。一つ目は、グルーミングとマウンティングに応答するニューロンは、数や弁別能力に違いが見られたが、その違いが何に由来するのか、という質問であった。この質問に対し申請者は、野外においてグルーミングとマウンティングでは、それぞれが果たす機能と頻度に違いがあり、そのために処理様式が異なると考えられる、と回答した。二つ目は、社会行動のタイプ以外の社会的な情報の処理 (例えば、順位) やその情報に基づいた行動制御に

も LPFC が関与するのか、という質問であった。これに対し、LPFC が解剖学的に様々な社会的な情報（顔や鳴き声など）を処理する領野からの投射を受けていること(Romanski, 2007)から、LPFC は、様々な社会的な情報を統合することに適した脳領域であると考えられる、と回答した。また、LPFC は実行機能に含まれる様々な認知機能に関与するので、社会的な情報に基づいた行動制御にも同部は関与しうると考える、と回答した。

続いて副査の神谷教授より 2 点の質問を受けた。一つ目は、サルに社会行動を提示した時に、サルが何らかの行動を示すことはなかったのか、という質問で、これに対し、本研究の行動課題においてサルは社会行動を注視し続けることが要求されたので、社会行動に応じたサルの行動は見られなかったと回答した。二つ目は、泣き声の種類を分類することに関与する神経機構もあるのか、という質問で、これに対し、鳴き声の種類を分類することに関与する神経機構が LPFC に存在することを示した先行研究(Romanski et al., 2004)を紹介した。

さらに、今回記録されたニューロンの皮質内分布に関する主査からの質問を受け、スライドを示しながら、ニューロンの皮質内分布について適切な回答を行った。

最後に、田中准教授より、LPFC と内側前頭前皮質 (MPFC) の役割の違いに関する質問を受けた。申請者は、社会的な情報の処理に関する LPFC と MPFC の役割の違いを直接比較したサルでの研究は少ないが、LPFC は様々な社会的な情報を統合する役割があり、MPFC は社会的な刺激の情動に関する情報を処理する役割を担うと考えられる、と回答した。

この論文は、社会行動の分類に関与する神経機構を初めて明らかにした点で重要な研究である。今後は、本研究が明らかにした社会的な情報の処理に関与する神経機構が、社会的な状況における行動制御を担う神経機構といかに結びついて機能するのか、といった大きな問題への研究の発展が期待される。

審査員一同は、これらの成果を高く評価し、大学院博士課程における研鑽や取得単位なども併せ申請者が博士（医学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。