

令和 4 年 5 月 25 日現在

機関番号：13301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K03172

研究課題名(和文)食物嫌悪条件づけの比較学習研究による能動的注意と快不快情動の起源の解明

研究課題名(英文)Comparative study on determinants of food aversion conditioning in Japanese fire-bellied newts

研究代表者

谷内 通(Taniuchi, Tohru)

金沢大学・人間科学系・教授

研究者番号：40324058

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、(1)両生類であるアカハライモリにおいて多様な種類の食物CSに対する食物嫌悪条件づけが生じること、(2)条件づけ時のCS摂食量が少ない場合に食物嫌悪条件づけが生じにくいこと、(3)アカハライモリでは食物嫌悪条件づけ後の同種他個体との交流による社会的緩衝効果は認められないこと、(4)アカハライモリの食物嫌悪条件づけでは潜在抑制(CS先行提示効果)は生じないが、非常に効果は小さいことなどを明らかにした。これらの結果は、両生類において食物嫌悪条件づけが生じることや成立要因を初めて明らかにした成果である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

食物嫌悪条件づけはトカゲ等の爬虫類では生じるのに対して、カエルやイモリでは生じないことが報告されていた。これに対し、本研究は両生類において食物嫌悪条件づけが生じることや成立要因を初めて明らかにした。アカハライモリの学習や認知を検討するための行動実験法は確立していない。本研究の成果は、両生類であるアカハライモリの学習や認知をほ乳類等と比較するための方法論を提供するとともに、注意や情動といった心的機能の起源を解明するための糸口となるものである。

研究成果の概要(英文)：The present study revealed, (1) Japanese fire-bellied newts, a kind of amphibians, learn food aversion conditioning over various kinds of CS food; (2) Amount of consumed CS foods determines strength of food aversion conditioning in Japanese fire-bellied newts; (3) Social interaction with conspecifics after conditioning do not alleviate food aversion condition in Japanese fire-bellied newts; (4) Japanese fire-bellied newts do not show significant latent inhibition in food aversion conditioning. These findings are first demonstration of food aversion conditioning and its determinants in amphibians.

研究分野：比較心理学

キーワード：アカハライモリ 食物嫌悪条件づけ 潜在抑制 CS先行提示効果 快不快情動

### 1. 研究開始当初の背景

人間は環境を受動的に認識するだけでなく、対象を選択的にとらえて処理する能動的な心の機能と、対象に対して内的に情動を経験する心の世界を持つ。能動的な認知処理能力については、ほ乳類と鳥類の共通祖先以前に進化した可能性(共通起源)と、ほ乳類と鳥類で独自に進化した可能性(独立起源)について解明されていない。また、例えば嫌悪刺激に対する行動・生理的反応は、必ずしも内的な心的経験の証拠とはならない。内的に経験される現象学的な“情動”は両生類以降に進化したとする仮説があり、学際的に議論を呼んでいる。本研究は、食物嫌悪条件づけを共通の切口として、(1)両生類であるアカハライモリにおける潜在制止現象を検討することにより能動的な注意の進化的起源について明らかにするとともに、(2)アカハライモリの食物嫌悪条件づけの検討を通じて、両生類における快不快情動の存在について解明することを目指した。

### 2. 研究の目的

本研究は、アカハライモリの食物嫌悪条件づけの検討を通じて、(1)能動的な注意制御過程の進化的起源、および(2)両生類における快不快情動の存在について解明することを目的とした。

ほ乳類では、環境内に定常的に存在して餌や捕食者等の重要な事象の手がかりとならない刺激に対する注意を抑制することで、限界のある認知資源を効率的に使用している証拠がある。本計画では、第1に、潜在制止(latent inhibition)現象を通じて、能動的な注意制御機能の進化的起源を明らかにする。潜在制止とは、古典的条件づけにおける条件刺激(CS)を条件づけの“前”に無条件刺激(US)を伴わずに先行提示すると、後の条件づけが阻害される現象である。機序としては、先行提示された刺激に対する注意の抑制過程が仮定される(e.g., Pearce-Hall モデル)。潜在制止はラットでは容易に確認されるのに対し、キンギョでは生じないことから(Shishimi, 1985)、魚類とほ乳類の間に注意制御過程が進化した可能性が考えられる。潜在制止は鳥類でも生じるため、ほ乳類との共通祖先から分岐した爬虫類にも注意制御過程が存在する可能性がある(共通起源)。一方で、鳥類では潜在制止が生じにくいことから、ほ乳類と鳥類が独自に注意機能を進化させた可能性もある(独立起源)。この場合、爬虫類は注意制御過程を持たないか、ほ乳類とは異なる特徴を持つと予測される。本研究は、まずアカハライモリにおける食物嫌悪条件づけの成立要因を検討する。食物嫌悪条件づけとは、新奇な食物に続いて内臓不快感が生じると、その食物が忌避されるようになる学習である。アカハライモリにおける食物嫌悪条件づけの成立要因を検討した上で、潜在制止について検討することを目的とした。

ストレスを与えた際の発熱である“情動熱”(emotional fever)が、ほ乳類、鳥類、爬虫類では認められるが、両生類や魚類では認められないことを根拠として、原始的な情動は両生類以降の有羊膜類において進化したとする仮説(Cabanac, 1999; Cabanac et al., 2009)が提唱され、内的に知覚される現象学的な意識の発生との関連で学際的に議論を呼んでいる(e.g., Rey et al., 2015)。特に、両生類では、食物嫌悪条件づけの不在という別の証拠(Paradis & Cabanac, 2004)に基づいて、“快不快の価値(hedonic value)”の情動を持たないとする仮説がある。食物嫌悪条件づけは昆虫でも生じるが(Wright, 2011)、毒のある食物を避けることの適応性という共通の淘汰圧によって生じた“収斂進化”の結果であり、有羊膜類とは異なる起源を持ち、内的な情動を伴わない機械的な学習であるとされた。本研究は、アカハライモリの食物嫌悪条件づけの検討を通じて、両生類における快不快情動の存在について検討することを第2の目的とした。

### 3. 研究の方法

野生で捕獲され、冷凍赤虫で飼育されたアカハライモリを被験体として用いた。アカハライモリは小型の水槽で個別飼育され、条件づけ前に3-4週間の食物剥奪を行った。食物嫌悪条件づけでは、飼育水槽と同型的水槽において1時間の間、1個40mgにカットされたCSとなる食物を自由摂取させた。CSとなる食物にはかまぼこ、牛もも肉、ミルワーム、トリスナギモなどを用いた。溶液CSによる条件づけの可能性を検討するには、トリスナギモを水道水とともにミキサーにかけた溶液をコーヒーフィルターでろ過した溶液を用いた。CS提示終了の直後に0.15Mの塩化リチウム(LiCl)溶液の腹腔注射を行う(190 mg/kg)。または統制条件として同量の生理食塩水の注射を行った。1-2週間後のテストでは再びCSを1時間提示し、摂取量を測定した。

### 4. 研究成果

Paradis and Cabanac (2004) は、食物嫌悪条件づけが、トカゲ等の爬虫類では生じるのに対して、カエルやイモリでは生じないことを報告している。これに対して、(Taniuchi & Maruyama, 2017, JSAP) は、アカハライモリにかまぼこを摂取させた後に LiCl 溶液を注射することで摂取量が有意に低下することを報告した。Paradis and Cabanac (2004) は CS としてミルワームまたは牛挽肉を使用している。加工品であり塩分等が添加されたかまぼこの風味が新奇であるために食物嫌悪条件づけが生じた可能性がある。そこで、実験 1 では、アカハライモリにおける CS の種類の効果を検討した。CS としてかまぼこ、ミルワーム、または牛もも肉を使用した。CS 提示後に LiCl または生理食塩水を腹腔注射した。その結果、いずれの CS 条件においても LiCl 注射によるテスト時の CS 摂取量の有意な低下が生じた。この結果は、両生類における食物嫌悪条件づけの不在を湿した Paradis and Cabanac (2004) と本研究における有意な食物嫌悪条件づけという結果の相違は、使用した CS 食物の種類によっては説明できないことを示す知見である。

実験 2 では、アカハライモリの食物嫌悪条件づけにおける CS 先行提示効果（潜在制止）を検討した。CS として 1 個 50 mg のトリスナギモ片、他の飼料として湿重量 50 mg のキンギョ飼育用の沈下性餌ペレットを用いた。飼育水槽と動画の水槽で、1 日おきに、CS 先行提示条件ではスナギモ片、非先行提示条件では餌ペレットを計 12 回与えた。先行提示の 4 日後に条件づけを行った。スナギモ片が 3 個入った水槽に 1 時間入れて摂取させ、条件づけ条件では LiCl、統制条件では生理食塩水を注射した。条件づけの 1 週間後に行ったテストではスナギモ片を 15 個提示して、1 時間中の摂取量を測定した。その結果、先行提示なし条件の摂取量がやや少ない傾向があったが、条件づけの有無の効果はまったく認められなかった。すなわち、先行提示がなく、CS の新奇性が高い場合に摂取量がやや少ない傾向が認められたが、LiCl 投与による食物嫌悪条件づけは確認できなかった。

実験 3 では、実験 2 で食物嫌悪条件づけが生じなかった原因として、条件づけを受ける文脈における摂食経験の効果を検討した。CS には 40 mg の牛肉片、他飼料として湿重量 13 mg の餌ペレットを用いた。同文脈条件では飼育水槽と同じ型の水槽において餌ペレット（1 回 3 粒）の先行提示を 1 日おきに 12 回受けた。異文脈条件では餌ペレットの先行提示を青色のコンテナで蓋をして暗条件にした中で提示した。先行提示以外の飼料は与えなかった。条件づけ時には飼育水槽と同型の水槽で牛肉片 3 個を 1 時間提示して食べさせた。条件づけ条件では LiCl、統制条件では生理食塩水を注射した。条件づけの 1 週間後に行ったテストでは牛肉片を 20 個提示して、1 時間中の摂取量を測定した。その結果、異文脈条件で統制条件と条件づけ条件の差がやや大きいことから、条件づけと類似する文脈での摂食経験が食物嫌悪条件づけをやや阻害する傾向が認められた。しかしながら、異文脈条件でも条件づけによる CS 摂取の低下はわずかであり、有意な条件づけが認められなかった。このことから、両生類における食物嫌悪条件づけの不在の原因として、条件づけ文脈での摂食経験は主要な要因ではないことが示唆された。

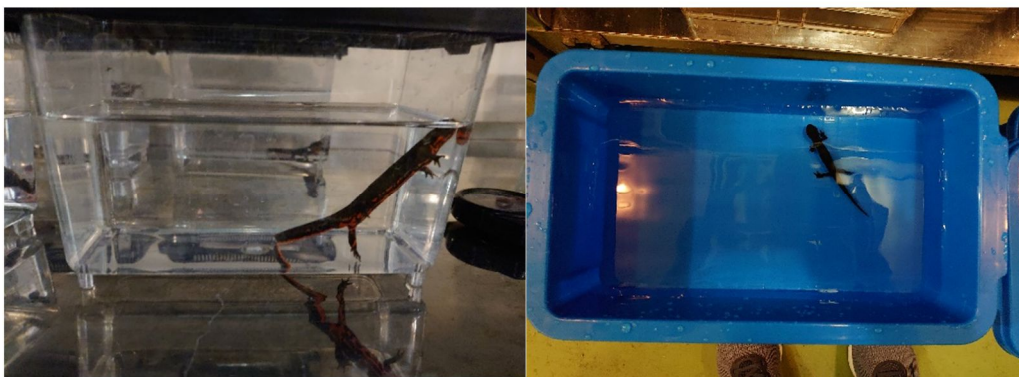


図 1. 実験 3 で使用した飼育水槽と同型の水槽（左）と別文脈として使用した青色コンテナ（右、実験では重ねて蓋をして暗所として使用）。

アカハライモリにおいて有意な食物嫌悪条件づけを認めた実験では、CS 提示時に自由摂食を許していた。これに対し、アカハライモリにおける食物嫌悪条件づけを認めなかった実験 2 と実験 3 では、条件づけ時の CS 摂取量を 40-50 mg の食物 3 個に制限していた。これは CS 先行提示による CS の新奇性の変化により摂取量が条件間で不均衡となることを避け、テスト時の食物奪取の水準が条件間で等しくなることを木とした操作であった。しかし、ラットでは、CS 摂取量が少ない場合に食物嫌悪条件づけが生じにくいことを示した研究もある (e.g., Deutsch, 1978)。そこで、実験 4 では、条件づけ時に 3 個あるいは 10 個の CS の提示を与え、CS 提示量の効果を検討した。その結果、生理食塩水の注射を受けた統制条件と比較して、CS10 個条件では明確な食物嫌悪条件づけが認められたが、CS3 個条件では有意な食物嫌悪条件づけは認められなかった。このことから、実験 2 および実験 3 における食物嫌悪条件づけの不在は条件づけ時の CS 摂取量が少ないことが原因であることが示された。Paradis and Cabanac (2004) は、CS 摂取量が個体毎に大きく異なることを理由として、条件づけ時の CS 摂取量に対するテスト時の CS 摂取量の百分率のみを報告しており、CS 摂取の絶対量を報告していない。Paradis and Cabanac (2004) の両生類における食物嫌悪条件づけの不在についても条件づけ時に摂取した CS 量の不足が原因である可能性が考えられる。

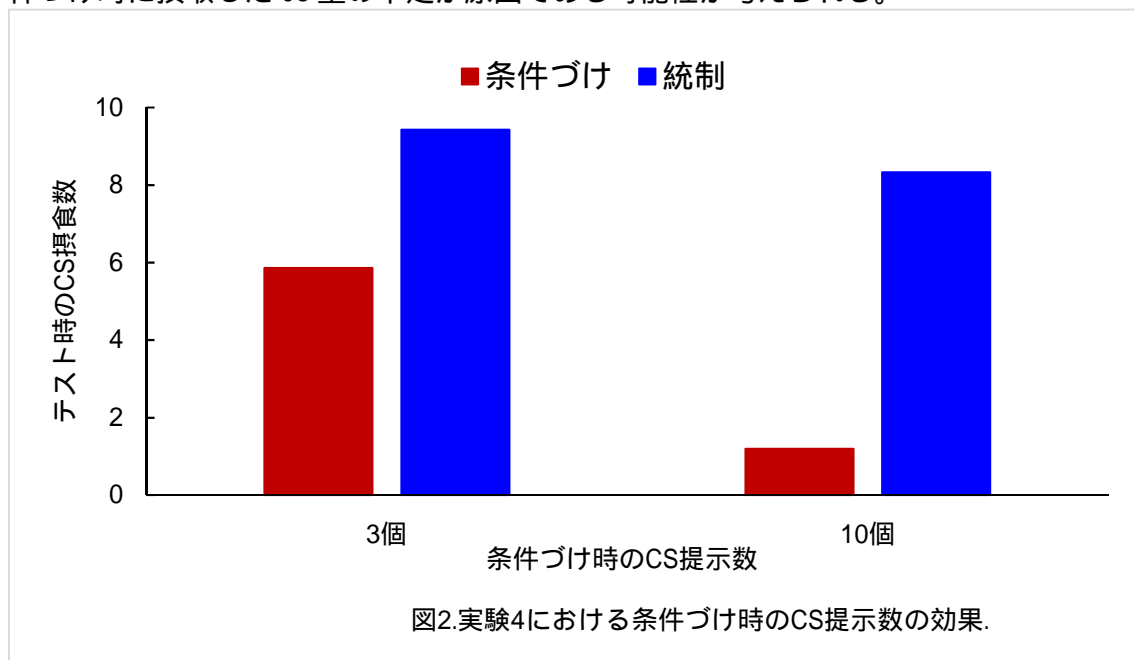


図2.実験4における条件づけ時のCS提示数の効果.

実験 5 では、予備的な検討として、アカハライモリの食物嫌悪条件づけにおける社会的緩衝効果について検討した。ラットやマウスでは恐怖条件づけや食物嫌悪条件づけ後に同種他個体と交流すると条件づけ強度の緩和が認められる。非社会性生物であるアカハライモリではそのような社会的緩衝効果は認められないと予測される。牛もも肉を CS として LiCl あるいは生理食塩水を投与した後の 30 分間、飼育水槽内で同種他個体と交流させる条件とさせない条件を比較した。1 週間後の、社会的緩衝効果はまったく認められなかった。

実験 6 では、アカハライモリの食物嫌悪条件づけにおける CS 先行提示効果 (潜在制止) について検討した。CS である牛もも肉、または非 CS として餌ペレットを 1 週間に 1 回で 15 回提示した。先行提示以外の飼料は与えなかった。その結果、平均値としては先行提示により条件づけがやや緩和する傾向が認められたが、先行提示条件でも CS に対する有意な摂食量の低下が認められ、潜在制止効果は統計的には有意ではなかった。今後、さらに検定力の高い場面で再検討を行う必要がある。

アカハライモリにおける快不快情動の存在に関する検討として、(1) 食物嫌悪条件づけの二次条件、および (2) 修正版条件性場所選好の検討を計画した。二次条件づけでは、まず、第 1 の食物 (CS1) を塩化リチウムと十分に条件づける。二次条件づけ段階では、第 2 の食物 (CS2) を摂取させた後に CS1 を強制摂取させる。CS1 が不快情動を喚起するのであれば、CS2 に対しても嫌悪が獲得されると予測される。一次条件づけが不快情動を介さない場合には、二次条件づけは成立しないと予測される。修正版の条件性場所選好では、まず、食物 CS に十分な嫌悪条件づけを行う。次いで、2 つの区画を持つ水槽の一方の区画で CS を強制摂取させる。CS により不快感が喚起される場合には、テストでは以前に CS が提示された区画が回避されると予測される。これらの検討では、いずれも CS 食物の強制摂取が必要になる。固形物の食物を強制摂取させることは困難であるので、トリスナギモの風味を付けた水中に滞在させた後で LiCl を投与することで、この風味を CS とした嫌悪条件づけを生じさせる方法を考案した。実験 7 では、トリスナギモを水道水とともにミキサーにかけた溶液をコーヒーフィルターで 2 回ろ過

した溶液を用いた。溶液中に1時間滞在させた後にLiClまたは生理食塩水を投与した。テストでは40 mgのスナギモ片の摂取量を測定した。その結果、生理食塩水を投与した統制条件と比較して、条件づけによるCS摂取量の低下は認められなかった。CSの強制提示法が確立しなかったことから、アカハライモリにおけるCSに対する嫌悪情動の存在に関する検討は引き続きの検討課題とした。

その他、アカハライモリにおける食物嫌悪条件づけが毒物誘発性新奇忌避に寄らないことを示す知見を得た。

以上の通り、本課題では、アカハライモリの食物嫌悪条件づけの成立要因を明らかにするとともに、潜在制止効果に関して予備的な知見を得た。今後は、両生類における潜在制止減少の有無に加え、知覚学習とCS-US 連合可能性を分離する詳細な水準での検討が必要である。また、アカハライモリの食物嫌悪条件づけに嫌悪情動が介在するか、それとも食物回避学習であるのかについて、方法論の検討を進める必要がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計12件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 谷内通
2. 発表標題 アカハライモリにおける多様な食物CSに対する食物嫌悪条件づけの成立
3. 学会等名 北陸心理学会第55回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Taniuchi, T.
2. 発表標題 Amount of consumed CS food as a determinant of food aversion conditioning in Japanese fire-bellied newts
3. 学会等名 The 80th Annual meeting of The Japanese Society for Animal Psychology
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Taniuchi, T.
2. 発表標題 Japanese fire-bellied newts show true food aversion conditioning across various CS foods
3. 学会等名 59th Annual Conference of Taiwan Psychological Association (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Taniuchi, T.
2. 発表標題 Effects of CS foods and poison-induced neophobia on food aversion conditioning in Japanese fire-bellied newts
3. 学会等名 Psychonomic Society 60th Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Taniuchi, T.
2. 発表標題 Japanese fire-bellied newts acquire food aversion conditioning to various CS foods.
3. 学会等名 The 79th Annual meeting of The Japanese Society for Animal Psychology
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 谷内通
2. 発表標題 両生類における食物嫌悪学習の可能性
3. 学会等名 金沢大学認知科学シンポジウム「認知機能と言語コミュニケーションの発達」
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Taniuchi, T.
2. 発表標題 Psychological studies on animal learning and cognition
3. 学会等名 Joint Symposium of Saint Petersburg State University and Kanazawa University on Psychology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Tohru Taniuchi
2. 発表標題 Psychological study on animal learning and cognition
3. 学会等名 International Joint Symposium of Saint Petersburg State University and Kanazawa University (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tohru Taniuchi
2. 発表標題 True food aversion conditioning but not enhanced neophobia in Japanese fire-bellied newts
3. 学会等名 The 78th Annual meeting of The Japanese Society for Animal Psychology
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 谷内通・天谷岬
2. 発表標題 アカハライモリにおける二次条件づけの不成立
3. 学会等名 日本心理学会第82回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tohru Taniuchi
2. 発表標題 Evidence of food aversion conditioning in amphibians
3. 学会等名 19th Biennial Scientific Meeting of The International Society for Comparative Psychology
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 谷内通
2. 発表標題 アカハライモリにおける食物嫌悪条件づけの成立：毒物誘発性新奇忌避の検討
3. 学会等名 北陸心理学会第53回大会
4. 発表年 2018年



〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------