

令和 4 年 5 月 27 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2021

課題番号：18K13267

研究課題名(和文)「ただ乗り」の神経行動学的検討

研究課題名(英文) A Neuroethological Study of Free-Riding

研究代表者

小倉 有紀子(Ogura, Yukiko)

東京大学・大学院情報理工学系研究科・特任研究員

研究者番号：00794728

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,600,000円

研究成果の概要(和文)：生産者-略奪者ゲーム状況では、両者ともに「確実な小報酬」を素早く獲ろうとする戦術を採ることが有利になりうる。本研究では「『確実な小報酬』を素早く獲る」行動の生理学的基盤の解明を目標として、ヒト実験参加者を対象とした行動実験および生理計測を行った。共食者の映像が呈示されると、実験参加者はより頻りに食物に手を伸ばすようになり、生理指標も変化した。また時系列解析により、「映像 実験参加者」と「実験参加者 映像」の双方向の情報の流れが生じることが示唆された。実験参加者は、食物を盗られる脅威に対して適応的な行動戦術にシフトした可能性がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

「ただ乗り行動」は、生産者-略奪者ゲームの下で略奪者戦術を採ることと捉えられる。生産者-略奪者ゲームは行動生態学分野において様々な分析がなされてきたが、戦術シフトが生じる神経生物学的基盤は明らかになっていない。本研究では共食者の下で戦術がシフトする行動に着目し、行動と生理指標を同時計測する実験系を確立した。今後、神経・整理基盤を明らかにする上での基礎的な知見となることが期待される。

研究成果の概要(英文)：In a producer-scrourer game situation, both types of players can have an advantage in adopting a tactic to immediately shift toward a "small reward with low risk". In this study, I conducted behavioral experiments and physiological measurements on human participants, with the aim of elucidating the physiological basis of the immediate "small reward with low risk" behavior. When presented with a movie of a co-eater, participants reached for food more frequently and the physiological indices also changed. Time-series analysis suggested that a bidirectional flow of information between "movie participant" and "participant movie". Participants may have shifted to adaptive behavioral tactics in response to the threat of scrounging.

研究分野：神経行動学

キーワード：producer-scrourer game social foraging behavior motion tracking SCR

### 1. 研究開始当初の背景

「ただ乗り行動」とは、利益を獲得するために必要なコストを自分で支払わず、他者の発見にただ乗りすることを指す。ヒト集団においても、例えば税金を払わずに公共サービスを利用する、予防接種を受けさせることなく集団免疫の恩恵に与る、などの行為がみられ(Giraldeau et al. 2017)、特に COVID-19 の脅威が続く現在においては深刻な問題となっている。このようにただ乗りが蔓延すると、「共有地の悲劇」(Hardin 1968)で指摘されるように、集団の成員全体が不利益を被ることになる。ただ乗り行動がいかなる条件下で起こりやすいか、いかに制度を設計すればただ乗りを防げるかについては、社会科学の観点から理論研究・ヒト集団を対象とした行動実験から検討され、理論的には一応の解決を見ている(Groves & Ledyard 1977; Hurwicz 1979; Walker 1981)。しかし現実の人間は理論からの予測とは異なる行動を取ることが、実験により明らかになってきた(西條 2007)。この背景には、ヒトがいかなるメカニズムでただ乗り行動を生起させるかについての生物学的基盤が明らかになっていないことがあると考えられる。

生物学・行動生態学の観点からは「生産者(Producer)-略奪者(Scrounger)ゲーム」という枠組みで論じられている(Giraldeau and Caraco 2000)。生産者は自らコストを払って利益(餌報酬)を探索し獲得する一方、略奪者は生産者の発見にただ乗りすることで利益を得る。生産者が多くいる集団では略奪者が有利に振る舞うが、略奪者が増えすぎると利用できる餌が少なくなり、今度は生産者が有利になる、という負の頻度依存性が存在する。その結果、集団における生産者：略奪者の比は Nash 均衡と呼ばれる平衡点に至る。

「生産者」・「略奪者」は、社会採餌研究の初期には各個体が一生を通じて安定して採用する「戦略(strategy)」であるという前提で議論されてきた(e.g. Barnard and Sibly 1981 Anim Behav)。

「生産者」・「略奪者」が「戦術(tactics)」である状況も検討されるようになってきた(Beauchamp and Giraldeau 1996 Am Nat)。

### 2. 研究の目的

行動生態学の観点からは、同種他個体と餌を巡る競合が起こりうる場合、餌にアプローチする頻度を高め、同時に採る餌を小さくリスクの低いものにするのが適応的であると考えられる。小さい餌は一般に多く見られる(Brown et al 1993, Aarssen et al 2006)ので見つけるコストが低く、速く消費できるので途中で奪われる可能性が低いからである。実際に生産者-略奪者ゲーム状況において、時間当たり餌量が評価関数であるとする、両戦術ともに「確実な小報酬」を素早く獲ろうとすることが有利になりうること、特に二者間の競争が激しい場合に顕著であることが、数理モデル解析とシミュレーションにより示されている(Ogura, Amita and Matsushima 2018 Front Appl Math Stat)。さらにこの結果が現実の動物集団においても見られるのか検証するため、にヒヨコとヒトを対象に採餌/摂食を行う行動実験を実施した。結果、同種他個体/他の実験参加者とともに採餌/摂食を行うと、単独時に比べて、餌/食物にアプローチする(ヒヨコの場合餌場に向かう/ヒトの場合皿に手を伸ばす)頻度が高くなることが分かった。また、1回のアプローチ当たりの獲得餌/食物量は減っていた(Ogura and Matsushima 2011 Front Neurosci, Ogura, Masamoto and Kameda 2020 R Soc Open Sci)。すなわちモデルからの予想通り、動物は社会採餌状況においては、単独時に比べて「確実な小報酬」を摂るよう採餌戦術をシフトさせていた。特にヒトの場合、「他者をどれくらい気にしていたか」に関する主観尺度は、この採餌戦術シフトにおける一連の行動指標(食物に手を伸ばす頻度・1回のアプローチ当たりの獲得餌量)と関連していなかった。このことから、共食者の存在を検出すると自動的に採餌戦術を切り替える神経生物学的基盤が存在し、ヒトを含めた幅広い動物種に実装されていると示唆される。

「『確実な小報酬』を素早く獲得」行動の生理学的基盤の解明を目標として、ヒト実験参加者を対象とした行動実験および生理計測を行った。

### 3. 研究の方法

まず予備実験として、共食者にどのような属性が備わっていると採餌戦術切り替えが起こりやすいかを検討するため、主観的な「脅威度」が高いと判定されたモデル・低いと判定されたモデルの2種類を用意した。これらのモデルが一定のペースで菓子を摂食する映像を実験参加者に呈示し、実験参加者にもモデルと同じ菓子を「試食」するよう指示した。その結果、主観的な「脅威度」がより高いモデルの方が、採餌戦術シフト(食物に手を伸ばす頻度が高くなる)が強く生じることが分かった。

次に、単独の採餌者が共食者の存在によって摂食行動を切り替えるミクロなプロセスを明らかにするため、単独の実験参加者に「高脅威度」の共食者が菓子を食べる動画を呈示し、実験参加者にも菓子の「試食」をするよう教示した。実験は3フェーズから構成されていた。第1フェーズでは何も呈示せずに試食し、第2フェーズで共食者の映像を観ながら試食し、第3フェーズでは第1フェーズと同様何も呈示せずに試食させた。実験参加者の運動軌跡を動画で記録するとともに、皮膚コンダクタンス反応・瞳孔径および視線・筋電の同時計測を行った。実験参加者および共食者の運動軌跡は機械学習の手法を用いたマーカーレス解析(Deeplabcut; Mathis et al

2018 Nat Neurosci)により抽出した。

#### 4. 研究成果

まず全体の傾向を明らかにするため、時系列情報を考慮せず、各行動・生理指標の平均値を求めた。その結果、第2フェーズで共食者を呈示すると摂食ペースが高まり、その効果は第3フェーズでも維持されること、共食者の動作に対する引き込みが生じることが判明した。また、瞳孔径と皮膚コンダクタンス反応も共食者の呈示とともに変化することが示唆された。

次に時系列解析を行った。実験参加者と共食者における動作間の因果関係を推定するため、移動エントロピー (Schreiber 2000 Phys Rev Lett) を算出した。結果、「映像 実験参加者」と「実験参加者 映像」の双方向の情報の流れがあることが確認された。すなわち、実験参加者のリーチ(皿に手を伸ばす運動)には、共食者のリーチに引き続いた反応という側面と、共食者のリーチに先じた予測的な行動の両側面があることが分かった。実験参加者は、食物を盗られる (scrounge される) 脅威に対して適応的な行動戦略を取っていたとみることができる。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

|  |                               |
|--|-------------------------------|
| 1. 著者名<br>Matsushima Toshiya, Ai Kawamori, and Yukiko Ogura  | 4. 巻<br>44                    |
| 2. 論文標題<br>Construction of Roman roads toward neuroeconomics   | 5. 発行年<br>2021年               |
| 3. 雑誌名<br>Behavioral and Brain Sciences  | 6. 最初と最後の頁<br>e130            |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1017/S0140525X21000303   | 査読の有無<br>有                    |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難   | 国際共著<br>-                     |
| 1. 著者名<br>Ogura Yukiko, Masamoto Taku, Kameda Tatsuya  | 4. 巻<br>7                     |
| 2. 論文標題<br>Mere presence of co-eater automatically shifts foraging tactics toward 'Fast and Easy' food in humans   | 5. 発行年<br>2020年               |
| 3. 雑誌名<br>Royal Society Open Science   | 6. 最初と最後の頁<br>200044 ~ 200044 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1098/rsos.200044   | 査読の有無<br>有                    |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスとしている（また、その予定である）  | 国際共著<br>-                     |
| 1. 著者名<br>Ogura Yukiko, Amita Hidetoshi, Matsushima Toshiya  | 4. 巻<br>4                     |
| 2. 論文標題<br>Ecological validity of impulsive choice: Consequences of profitability-based short-sighted evaluation in the producer-scrourer resource competition | 5. 発行年<br>2018年               |
| 3. 雑誌名<br>Frontiers in Applied Mathematics and Statistics  | 6. 最初と最後の頁<br>49              |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.3389/fams.2018.00049   | 査読の有無<br>有                    |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスとしている（また、その予定である）  | 国際共著<br>-                     |
| 1. 著者名<br>Matsushima Toshiya, Amita Hidetoshi, Ogura Yukiko  | 4. 巻<br>42                    |
| 2. 論文標題<br>Complex social ecology needs complex machineries of foraging.   | 5. 発行年<br>2019年               |
| 3. 雑誌名<br>Behavioral and Brain Sciences  | 6. 最初と最後の頁<br>E45             |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子）<br>10.1017/S0140525X18002078   | 査読の有無<br>有                    |
| オープンアクセス<br>オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難   | 国際共著<br>-                     |

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 4件）

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>T. Matsushima, M. Miura, N. Patzke, N. Toji, K. Wada, Y. Ogura, K.J. Homma, P. Sgado, G. Vallortigara                                 |
| 2. 発表標題<br>Involvement of nACh-NKCC1-GABAA cascade in the embryonic development of visual predisposition to biological motion in domestic chicks |
| 3. 学会等名<br>Society for Neuroscience, 50th annual meeting (国際学会)  |
| 4. 発表年<br>2021年  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>松島俊也, 藤川雄基, 小倉有紀子, 川森愛                           |
| 2. 発表標題<br>収益遞減する餌パッチからの離脱決定は異なる時定数に基づく収益率の差によって確率的に統制されている |
| 3. 学会等名<br>日本動物学会第92回大会                                     |
| 4. 発表年<br>2021年   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>三浦桃子, Nina Patzke, 田路裕之, 和多和宏, 小倉有紀子, Paola Sgado, Giorgio Vallortigara, 本間光一, 松島俊也 |
| 2. 発表標題<br>ヒヨコにおいて生物的運動の知覚が正常に発生するためには後期胚中枢神経系のアセチルコリン-GABA系の活動が必要である                          |
| 3. 学会等名<br>日本動物学会第92回大会  |
| 4. 発表年<br>2021年  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>Yukiko Ogura, Taku Masamoto                                    |
| 2. 発表標題<br>Physiological background of tactical shifts in social foraging |
| 3. 学会等名<br>第43回日本比較生理生化学会   |
| 4. 発表年<br>2021年   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>Yukiko Ogura, Taku Masamoto, and Tatsuya Kameda   |
| 2. 発表標題<br>Mere presence of co-eater automatically shifts foraging tactics toward 'Fast and Easy' food in humans: Toward an understanding of behavioral mechanisms |
| 3. 学会等名<br>The Human Behavior and Evolution Society 2021 (国際学会)  |
| 4. 発表年<br>2021年  |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>Yukiko Ogura, Kiri Kuroda, Akitoshi Ogawa, Tomoya Tamei, Kazushi Ikeda, and Tatsuya Kameda        |
| 2. 発表標題<br>Behavioral and neuro-cognitive bases for formation of a shared reality through social interaction |
| 3. 学会等名<br>The 27th Annual Meeting of Organization for Human Brain Mapping 2021 (国際学会)                       |
| 4. 発表年<br>2021年  |

|                                    |
|------------------------------------|
| 1. 発表者名<br>川森愛、小倉有紀子、藤川雄基、松島俊也     |
| 2. 発表標題<br>ヒヨコの餌パッチ利用行動の確率的意思決定モデル |
| 3. 学会等名<br>第39回日本動物行動学会大会          |
| 4. 発表年<br>2020年                    |

|                                   |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名<br>小倉有紀子、正本拓              |
| 2. 発表標題<br>摂食行動における社会的戦術シフトの生理的背景 |
| 3. 学会等名<br>日本人間行動進化学会第13回大会       |
| 4. 発表年<br>2020年                   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>川森愛、小倉有紀子、藤川雄基、松島俊也                 |
| 2. 発表標題<br>最適採餌理論と行動の乖離：認知プロセス解明のための確率的意思決定モデル |
| 3. 学会等名<br>日本生態学会第68回大会                        |
| 4. 発表年<br>2021年                                |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>Yukiko Ogura, Taku Masamoto, and Tatsuya Kameda   |
| 2. 発表標題<br>Mere presence of co-forager automatically shifts human foraging tactics toward "fast and easy" food |
| 3. 学会等名<br>Society for Neuroscience, 49th annual meeting (国際学会)  |
| 4. 発表年<br>2019年  |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>Yukiko Ogura, Taku Masamoto, and Tatsuya Kameda  |
| 2. 発表標題<br>Mere presence of co-forager automatically shifts human foraging tactics toward "smaller foods more frequently" |
| 3. 学会等名<br>日本比較生理生化学会第41回大会   |
| 4. 発表年<br>2019年   |

|   |
|---|
| 1. 発表者名<br>Ogura Yukiko, Amita Hidetoshi, Matsushima Toshiya  |
| 2. 発表標題<br>When the impulsive choice is adaptive: analytical and computational investigation of the effect of profitability-based short-sighted evaluation and resource competition |
| 3. 学会等名<br>日本比較生理生化学会第40回大会   |
| 4. 発表年<br>2018年   |

|  |
|--|
| 1. 発表者名<br>Ogura Yukiko, Amita Hidetoshi, Matsushima Toshiya   |
| 2. 発表標題<br>When impulsive choice is adaptive: analytical and computational investigation of competitive foraging |
| 3. 学会等名<br>脳と心のメカニズム 第19回冬のワークショップ   |
| 4. 発表年<br>2019年  |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| 氏名<br>(ローマ字氏名)<br>(研究者番号) | 所属研究機関・部局・職<br>(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 |
|---------|---------|
|         |         |