

平成21年 6月16日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007年～2008年

課題番号：19500260

研究課題名（和文） 文脈依存的採餌選択の脳内機序

研究課題名（英文） Brain mechanisms of context-dependent foraging choices

研究代表者

松島俊也 (MATSUSHIMA TOSHIYA)

北海道大学・北海道大学・大学院理学研究院・教授

研究者番号：40190459

研究成果の概要：

鶏雛（ヒヨコ）を対象として実験心理学的に統制された行動実験を実施し、動物の採餌選択における文脈依存性に関して、以下の3点の知見を得た。

1. ヒヨコはリスク感受性を示し、量のリスクを嫌う。
2. 収益逡減の強さに応じて、餌パッチからの離脱を決定している。
3. 競争採餌の条件は、異時点間選択における衝動性を亢進する。

このように、ヒヨコは採餌状況の文脈に応じて採餌決定を適応的に変化させることが判明した。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	2,400,000	720,000	3,120,000
2008年度	1,200,000	360,000	1,560,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

研究分野：行動科学・動物行動学・認知神経科学

科研費の分科・細目：神経科学・神経科学一般

キーワード：行動生態学・行動経済学・神経行動学・大脳基底核・神経修飾物質・意思決定・最適採餌理論・衝動性

1. 研究開始当初の背景

見つけた餌をすべて無選別に採ることは、動物にとって経済的に合理的な行動ではない。餌の処理に時間やコストがかかる悪い餌は「猫またぎ」すべきである。その餌から期待できる利潤が余りに低いならば、その処理に要する時間・コストに見合わないからである。このモデルは、「餌選択モデル」と呼ばれている。

餌のパッチに遭遇した場合も同様である。

パッチとは餌資源が空間的に集中した場所をいう。採餌時間の経過に伴ってパッチ内の餌密度は徐々に下るから、収益は徐々に逡減する。瞬間利潤率がある限界値まで下がった時点で、まだ餌が残っていても、採餌者はパッチを離脱すべきである。たとえ移動に時間がかかっても、次の新しいパッチで高い利益が期待できるからである。このモデルは「パッチ滞在時間モデル」と呼ばれている。この収益逡減則は、マクロ経済学の基礎的な原理の

一つでもある。最適採餌とは、平均利益率を評価関数（内部通貨）として、それを最大化するよう行為をとる戦略である、と定義できる。

最適採餌理論（Optimal foraging theory）（Charnov 1976, Stephens & Krebs 1986）はこの2つのモデルから成り、資源と行為選択をモデル化することで行動学と経済学を同じ土俵（概念・仮説・予測）の上に乗せることに成功した。これに触発されて、多くの実証的研究が行われるようになった。その結果、今では昆虫・鳥等の行動に留まらず、霊長類・ヒトの経済行動にまで広く適用可能な基礎理論のひとつと見なされている。（Krebs & Davies 1997; cf. Herrnstein 1997, Mazur 2002）

限定的な条件の下では、最適性（長期平均利益率の最大化）の原則が実際の経済的意思決定を良く近似する。しかし近年、ヒトの経済行動の多くが経済的合理性から逸脱していることが示された（Kahneman & Tversky 2000）。更に、鳥類の採餌行動の研究から、強い自然淘汰を受けているはずの動物の行動にも経済的合理性から著しく逸脱してしまう例が見出された。例えばムクドリにおける「コンコルドの誤信」（Sunk cost fallacy）の発見（Kacelnik & Marsh 2002）など、非経済的な決定因子を強く示唆する研究事例が、近年数多く報告された。

ここで注意すべき点は、「経済的合理性の破れ」が必ずしも薬物依存・投機的行為・衝動性亢進など社会的に不適応な病的行動を意味するものではない、ということである。我々を含む動物の意思決定の根幹が、経済的合理性から本来的に逸脱している可能性があるのである。例えば我々の社会行動は「他人との協同 The Company of Strangers」（Seabright 2004）の上に成立している。利他的な行動は短期的には自己の利益を損ない、経済的合理性を破る。しかし「モラル計算 Moral Calculation」（Mérö 1998）によって、返報（利害の相互交換）による長期的な利益を実現している可能性がある。「合理性の破れ」は、状況文脈に応じて評価関数（内部通貨）を切り替えることで、目の前の利益に対する近視眼的追求から行為者を解き放つ機序となるのである。

本研究では、ニワトリの初生雛（ヒヨコ）を材料に用いて採餌選択の脳内機構を研究する。これまで我々はヒヨコに様々な選択課題を課し、利潤率予測推定の脳内機構を解析してきた。局所破壊の効果の解析（Izawa *et al.* 2002, 2003, Aoki *et al.* 2006, in press）から線条体（側坐核）が予測報酬の時空間的接近の認知に関わることが示された。更にニューロン活動の解析（Yanagihara *et al.* 2001, Aoki *et al.* 2003, Izawa *et al.* 2005）から、予測報酬の量・接近をそれぞれ符号化するニューロン群を見出した。

ヒヨコに「小さいが近い餌」と「大きいけど遠い餌」との二者択一課題を与えると、第一次近似としては、利潤率の相対値（餌の「量」を「近さ」で割った商の相対値）に従うことが分かった（松島・青木、認知科学2005）。対応法則（Herrnstein's matching law）が成立し、選択比は利潤率比にほぼ比例した。しかし、このような単純な系であっても、「経済的合理性の破れ」が認められた。経済的には等価な選択肢であっても、予測の認知が異なる課題ではヒヨコの選択が異なったのである（Aoki, Suzuki *et al.* 2006）。視覚の手がかりから「量」を予測する条件（餌の「近さ」は見えている条件）では、選択の衝動性が明瞭に亢進したのである。この結果は、ヒヨコの採餌行動においても最大化すべき評価関数（内部通貨）が状況依存的に切り替わることを示唆する。

2. 研究の目的

本研究課題では、どのような状況文脈が、どの脳部位の関与によって、いかに評価関数を切り替えていくのか、を問題とする。具体的には、「小さいが近い餌」と「大きいけど遠い餌」の二者択一課題をヒヨコに遂行させる。前者を選ぶ行為を「衝動的選択」と呼び、後者を「自己制御選択」と呼ぶ。この枠組みで、認知的文脈の異なるいくつかの課題を開発する。

(1) 収益逡減：採餌生態学の「餌パッチ利用モデル」と収益逡減則を、実験室内のヒヨコの行動で再現する。二つの餌場を用意する。一方の餌場では利潤率が徐々に低下し、他方の餌場では不在時間に応じた量の餌を準備する。どこまで逡減した時にヒヨコは餌場を離れるか、を測定する。

(2) 量の予期と近さの予期：これまで連合記憶に基づいて「近さ」を予期する実験条件を用いてきた。本研究では「近さ」を固定し、毎回の試行では手がかりから「量」を予期推定する条件を設定する。

3. 研究の方法

孵化直後のヒヨコを対象として、餌を強化子とするオペラント条件付け（あるいはパブロフ条件づけ）を行い、量・近さ・コスト・確率などに基づく決定を定量的に調べた。

4. 研究成果

リスク感受性選択：行動滴定法（behavioral titration）を用いて、ヒヨコのリスク感受性を解析した。二つの餌場を用意し、その一方からは常に小さな利潤率を与え、他方からは等確率（ $p=1/2$ ）で高低2種の利潤率を与えた。ここで、利潤率とは、報酬量（餌の量）を処理時間（遅延と消費時間の和）で割った商である。利潤率のリスクは、量を変動させても、遅延を変動させても、等価に実現できる。結果、ヒヨコは量のリスクに対しては回避（aversion）を、遅延のリスクに対しては選好（proneness）を示した。量と遅延は等価ではない。

収益逓減：即時利益率が徐々に逓減する餌場を作り、離脱までの餌場利用時間を計測した。結果、利用時間は試行毎に大きく異なり、その分散値は平均の二乗にほぼ比例した。よって、離脱決定はポアソン過程によって近似できると推定された。さらにSSRI（セロトニン選択的再取り込み阻害剤）の投与が利用時間を有意に延長した。インビボ・マイクロダイアリス法によるセロトニン量の計測を行ったところ、SSRIは基底核におけるセロトニン放出量を著しく増やすことが確認できた。

競争採餌と衝動性：「小さくて近い餌」と「大きくて遠い餌」の二者択一における選択を、ヒヨコで計測した。3羽同時にトレーニングすることによって競争的状况に置かれた場合、その後に単独で選択させた結果は著しい衝動性の亢進をしめし、「小さくて近い餌」を選ぶ割合を高めた。競争採餌は衝動性を高める。

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 4 件）

1. Matsushima, T., Kawamori, A., and Bem-Sojka T. (2008) Neuro-economics in chicks: foraging choices based on delay, cost and risk. *Brain Research Bulletin* 76, pp.245-252 (査読有)
2. Yamaguchi, S., Fujii-Taira, I., Katagiri, S., Izawa, E.-I., Fujimoto, Y., Takeuchi, H., Takano, T., Matsushima, T., and Homma, K.J. (2008) Gene expression profile in cerebrum in the filial imprinting of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Brain Research Bulletin* 76, pp.275-281 (査読有)
3. Yamaguchi, S., Fujii-Taira, I., Murakami, A., Hirose, N., Aoki, N., Izawa, E.-I., Fujimoto, Y., Takano, T., Matsushima, T., and Homma, K.J. (2008) Upregulation of microtubule-associated protein 2 accompanied by the filial imprinting of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Brain Research Bulletin* 76, pp.282-288 (査読有)
4. Yamaguchi, S., Katagiri, S., Hirose, N., Fujimoto, Y., Mori, M., Fujii-Taira, I., Takano, T., Matsushima, T., and Homma, K. (2007) In-vivo gene transfer into newly hatched chick brain by electroporation. *NeuroReport* 18, pp.735-739 (査読有)

〔学会発表〕（計 2 2 件）

1. 川森愛、松島俊也 ニワトリ雛のリスク感受性選択一階層ベイズモデルを用いた解析、日本動物行動学会第 27 回大会 (2008 年 9 月 24-26 日)、金沢大学、金沢
2. 網田英敏、松島俊也 競争採餌は衝動性の亢進をもたらす、日本動物行動学会第 27 回大会 (2008 年 9 月 24-26 日)、金沢大学、金沢
3. 川森愛、松島俊也 リスク感受性選択：階層ベイズモデルに基づく行動解析、日本動物学会第 54 回北海道支部大会 (2008 年 8 月 9 日)、北海道大学、札幌
4. 松浪庄平、松島俊也 最適パッチ利用とセロトニン系、日本動物学会第 54 回北海道支部大会 (2008 年 8 月 9 日)、北海道大学、札幌
5. 網田英敏、松島俊也 競争採餌は衝動性を亢進する、日本動物学会第 54 回北海道支部大会 (2008 年 8 月 9 日)、北海道

- 大学、札幌
6. 川森愛、松島俊也 餌の量と近さは等価ではない、日本比較生理生化学会第30回大会(2008年7月19-21日)、北海道大学、札幌
 7. 松浪庄平、松島俊也 最適パッチ利用とセロトニン、日本比較生理生化学会第30回大会(2008年7月19-21日)、北海道大学、札幌
 8. 網田英敏、松島俊也 競争採餌は衝動性を亢進する、日本比較生理生化学会第30回大会(2008年7月19-21日)、北海道大学、札幌
 9. Kawamori A, Matsushima T Risk-sensitive choice in chicks, In: The 31th Japan Neuroscience Meeting (Neuro2008), July 9-11, Tokyo, Japan
 10. Matsunami S, Amita H, Matsushima T SSRI (fluvoxamine) elongates food-patch residence time in chicks, In: The 31th Japan Neuroscience Meeting (Neuro2008), July 9-11, Tokyo, Japan
 11. Amita H, Matsunami S, Matsushima T Impulsive choice in chicks: effects of competitive foraging and SSRI (fluvoxamine), In: The 31th Japan Neuroscience Meeting (Neuro2008), July 9-11, Tokyo, Japan
 12. Kawamori A, Matsushima T Risk sensitive choice in domestic chicks: a result of Bayesian analysis, In: International symposium on "Evolutionary studies in behavioral neuroscience", June 26, 2008, Hayama, Japan
 13. Matsushima T Ecology meets neuroscience: neural mechanisms of profitability-based choices in the domestic chicks, In: International symposium on "Evolutionary studies in behavioral neuroscience", June 26, 2008, Hayama, Japan
 14. 川森愛、松島俊也 ニワトリ雛のリスク感受性：量と遅延、日本動物行動学会第26回大会(2007年10月19-21日)、京都大学、京都
 15. Matsushima, T. Economical decision making in chicks: brain mechanisms meet foraging ecology, In: The 39th Annual Genral Meeting of European Bain and Behaviour Society, September 15-19, 2007, Trieste, Italy
 16. Matsushima, T., Kawamori, A. Risk sensitive choice in chicks, In: The 30th Japan Neuroscience Meeting (Neuro2007), September 10-12, 2007, Yokohama, Kanagawa, Japan.
 17. 川森愛、西井絵里子、松島俊也 餌場選択においてニワトリ雛はリスクを回避

- する、日本動物学会第78回大会(2007年9月20-22日)、弘前大学、弘前、青森
18. 網田英敏、西井絵里子、松島俊也 ニワトリ雛の衝動的選択：認知的文脈の影響、日本動物学会第78回大会(2007年9月20-22日)弘前大学、弘前、青森
 19. 松浪庄平、松島俊也 ヒヨコの採餌選択Ⅱ：最適パッチ利用とセロトニン系、日本動物学会第53回北海道支部大会(2007年8月18日)、帯広プラザ、帯広
 18. 網田英敏、川森愛、松島俊也 ヒヨコの採餌選択Ⅰ：衝動性とリスク感受性、日本動物学会第53回北海道支部大会(2007年8月18日)、帯広プラザ、帯広
 19. Matsushima, T. Neuro-economics in chicks. In: IBRO (International Brain Research Organization) satellite meeting on "Brain mechanisms, cognition and behaviour in birds," July 19-23, 2007, Heron Island, Queensland, Australia
 20. Kawamori, A., Nishii, E., Matsushima, T. Are chicks optimal foragers? Discounting food value by distance and risk. In: The 30th International Ethological Conference (IEC2007), August 15-23, 2007, Halifax, Nova Scotia, Canada

〔図書〕(計 2件)

1. 松島俊也 「ヒヨコの経済学：予測利潤率に基づく選択」 オーム社『ブレイン・デコーディング -脳情報を読む-』2007年、120-140頁
2. 松島俊也 ダイナミクスからみた生命的システムの進化と意義 財団法人国際高等研究所(全24章の内1章「ヒヨコの経済学：意思決定の神経生態学」を担当。)2008年、227-233頁

〔その他〕
ホームページ
<http://www.sci.hokudai.ac.jp/~matsushima/chinou3/Welcome.html>

6. 研究組織
 - (1) 研究代表者
松島俊也 (MATSUSHIMA TOSHIYA)
北海道大学・大学院理学研究院・教授
研究者番号：40190459
 - (2) 研究分担者
なし
 - (3) 連携研究者
なし