

## 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25年5月20日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570070

研究課題名（和文） 競争採餌による衝動性亢進の脳内メカニズム

研究課題名（英文） Brain mechanism of the enhanced impulsiveness by competitive foraging

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

研究成果の概要（和文）：最適な採餌のために、遭遇した餌をすべて無選別に採るべきではない。量と近さの積で決まる利潤率に基づいて餌を評価し、選択すべきである。しかし、量と近さの内どちらを優先すべきか、これは一意に決まらず、状況に応じて変わる。群集で採餌する競争的条件を経験すると、孵化直後の雛は衝動性を亢進し、近さを優先した選択を採るようになる。競争は大脳線条体の側坐核ニューロンにおける報酬予期信号を減弱することが判明した。この過程が時間割引を制御していると予想される。

研究成果の概要（英文）：In order to optimize their foraging, animals should not attack all of the food they encountered. Instead, they must choose based on the evaluation of food items by the profitability, which is product of the amount and the proximity of the each food. It is however not uniquely determined, but is highly context-dependent, as to if priority should go to the amount or the proximity. It has been shown that experience of competitive foraging in group of individuals lead to enhanced impulsiveness so that newly hatched chicks made proximity-oriented choices. We also found that the competitive foraging suppresses the neuronal signals that represent anticipated food reward. The suppressive process is supposed to be involved in the control of temporal discounting.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	2,100,000	630,000	2,730,000
2011年度	1,200,000	360,000	1,560,000
2012年度	400,000	120,000	520,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・動物生理・行動

キーワード：神経行動

## 1. 研究開始当初の背景

## (1) 心理学における先行研究

従来、対象選択行動における衝動性は、人を対象とする心理学研究の枠組みの中で研究されてきた。大きくとも遠く、得るために待つべき時間が長い選択肢は、その時間に

じて割り引かれるべきである、とするものである。実験的には「近くても小さい報酬」と「遠いが大きな報酬」の二者択一を繰り返し被験者に試み、前者を選んだ割合（相対頻度）をもって選択衝動性の指標とする。この二者択一課題を、異時点間選択と呼ぶ。待つ時間

が長くなるほど、前者を選ぶ割合は高まるので、これを報酬の価値が時間によって割引かれたと解釈し、時間割引と呼ぶ。一連の研究の結果、量Aの報酬が時間Tに対して割引かれる場合、Tの双曲線関数が人間と多くの実験動物において採用されていることが、経験的に判明していた。しかし、その生理学的・生態学的な理由は不明であった。

### (2) 神経経済学における先行研究

時間割引の神経研究において最も重要な発見は、Tanaka et al. (2004) (Nature Neurosci., 7: 887-)によるヒトを対象としたイメージング研究の結果である。近視眼的な利益を追求する場合と、長期的な利益を追求する場合とで大脳基底核線条体の異なる部位が活動を示すことを示した。実際、ヒヨコにおいても、線条体の腹内側部の活動は報酬と結びついた視覚的手がかりに応じ、その発火率が報酬の「近さ」あるいは「量」と相関することが判明している (Izawa et al. (2005) Eur. J. Neurosci., 22: 1502-)。さらに、この脳部位の局所破壊によって、ヒヨコが著しい衝動性を示すことも判明した (Izawa et al. (2003) J. Neurosci., 23: 1894-; Aoki et al. (2006) Behav. Brain Res. 168: 1-)。これらの結果は、大脳線条体腹内側部において予期報酬の価値が表現されていること、それが選択衝動性を決めている可能性があることを示唆するものであった。

しかし、いずれも間接的な根拠にとどまっている。特に衝動性の亢進も、線条体を侵襲的に介入して初めて発現したものであって、病理的な現象であっても、生理的・生態的な範疇の現象とみなすことができなかつた。

## 2. 研究の目的

本研究では生態的により妥当で、生理的な範疇において選択衝動性の制御機構を探ることを目的とする。そのために社会的採餌行動に着目した。分配の容易な餌に依存するハトやヒヨコなど多くの鳥類は、群れで採餌することによって利益を得ている。すなわち、自らが探索して餌を獲得する「生産者戦術」と、餌は無く他者の行動に注意を振って餌を見つけた生産者からその餌を横取りする「略奪者戦術」の二つである。

生産者であれ、略奪者であれ、社会的採餌の環境の下で異時点間選択を行わせると、いずれの場合でも、近い餌（あるいは近い生産者）を選ぶとき、利益を高めることができる。よって、検証すべきことは、(1) 群集における競争的採餌は、異時点間選択で図られた衝動選択性を高めるか、(2) 競争的採餌のもとで線条体腹内側部の神経活動は、修飾されるか、の2点である。

## 3. 研究の方法

### (1) 行動学的実験

2～3羽のヒヨコを組として、遅延報酬による色弁別オペラント強化学習課題を行った。「近く小さな餌 (SS)」、「遠くて大きな餌 (LL)」、そして「餌なし (S-)」の3者の選択肢を用意して、それぞれと結びついた色手がかりを多色LED（あるいは着色ビーズの提示）によって与えた。トレーニング期にはひとつのLED色とひとつの選択肢を結びつけ、両者の連合が成立したことを確認したうえで、選択テストを異時点間選択によって実施した。

さらに、現実に他個体によって餌を奪われた経験の有無を調べるため、被験者と競争者とを透明なアクリル板で仕切り、両者に同時に（しかし別々に）餌を与える擬似競争条件を用意した。

### (2) 神経生理学的実験

大脳基底核（側坐核を含む）に慢性的にマルチワイヤ電極を刺入し、単一ニューロン活動を長時間にわたり安定的に導出した。SS、LLそしてS-のそれぞれに対する強制選択（1者のみを提示し、それに対する強制的な選択をおこなわせるもの）、また、SSとLLの同時提示による自由な二者択一選択における神経活動を解析した。はじめのセッションでは非競争条件（被験者単独）で記録を行い、続いて他個体を擬似競争的に提示した競争条件で同じニューロンの活動を比較した。最後に再び非競争条件に戻し、活動修飾の可逆性を検討した。

### (3) リスク感受性の行動生態学

競争採餌は様々な要因から成り立っている。同時に同じ餌に向かう他者を知覚すること、自らの行為によって生産された餌を他者によって奪われること、そして他者の行為に基づく利益を労せずして得ること、それらが確率的に生起し、リスクが発生すること、などである。

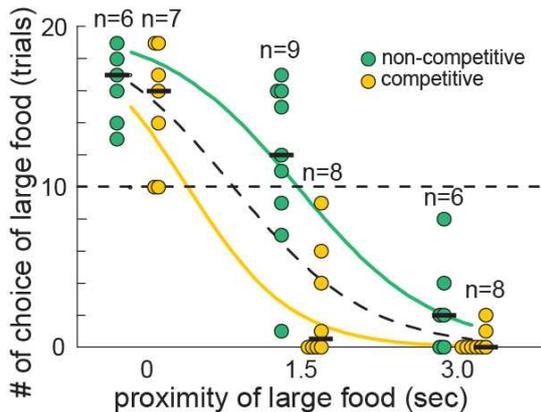
競争採餌からリスクのみを取り出し、これが動物にどのような行動選択を生み出すか、これをヒヨコと野鳥（3種のカラ類、シジュウカラ、ハシブトガラ、ヤマガラ）で比較した。更にヒヨコを用いた実験では、量を変動させることによるリスクと、待ち時間の変動によるリスクを区別し、両者の効果を比較した。行動実験には滴定法を用い、同時提示した二者の選択比が1:1に近づくように、量（あるいは時間）を調整する手続きを採用した。

## 4. 研究成果

### (1) 競争採餌は繰り返すことによって選択

相同性を徐々に充進する：行動実験の結果。

(競争群、非競争群) x (待ち時間=0秒、1.5秒、3秒)の2x3配置で6群のヒヨコを用意した。(下図)孵化後5日から3日間にわたり競争(competitive)あるいは非競争(non-competitive)の条件で、トレーニングを行い、孵化後9日において二者択一選択テストを実施した。グラフ縦軸は20回の選択試行の中で何回、LL(遠いが大きな餌=6粒の粟)を選んだか、その頻度を示す。SS(近くて小さな餌=1粒の粟)である。一つのシンボルは1個体の結果を表す。



競争群、非競争群、ともに、待ち時間が0秒あるいは3秒であれば、それぞれ大きな餌(LL)あるいは小さな餌(SS)を選択する。このことは、どちらの群のヒヨコも、量あるいは近さに基づいて選択する能力を備えていたことを意味する。

時間=1.5秒において、競争群(黄)と非競争群(緑)は明確な差を示した。非競争群の結果は大きく分散し、中央値(横長のバー)はおよそ12、つまりほぼ等しい選択を示した。他方、非競争群(緑)では中央値はおよそ1、つまり多数個体がSSのみを選び、1.5秒待つて得られるLLを避けたのである。

ここで注意すべきことがある。二者択一テストはいずれも、単独、つまり非競争条件で行った。つまり、その場の競争条件ではなく、先行する経験における競争の有無が、選択衝動性の高さ(餌報酬の時間割引の強さ)を決定したということである。

他方、トレーニング時には競争・非競争の双方を経験させておき、テスト時の選択を競争・非競争の二つの条件で調べた場合、その場の文脈による選択の違いは現れることがなかった。つまり、ヒヨコは過去の採餌経験によって衝動性水準を決めているのであって、その場の状況から、よりよい戦術を選び取っているのではない

更に、被験者と競争者とを透明な板で区切った擬似競争を経験させた場合でも、同様の衝動性充進が発達した。よって、実際の利益の相反の経験ではなく、競争的他者を知覚す

るだけで十分である。

## (2) ヒヨコは量のリスクを嫌い、遅延のリスクを嗜好する：行動実験の結果

利潤率は報酬の量と近さ(待ち時間の逆数)の積である。よって、競争的他者がもたらすリスクには、量の変動と遅延の変動の二つがありうる。もし、量と近さの二つの変数を独立に表象せず、その積の利潤率のみを算出して価値評価を行い対象の選択を行っているのであれば、動物は量の変動と遅延の変動の双方に対して、同等の行動を示すはずである。

しかし、ヒヨコを用いた行動実験の結果、量の変動する場合には確実な選択肢を嗜好すること、他方、近さ(遅延時間)が変動する場合には確実な餌を回避することが見出された。

このことは、選択の前提となる価値表現において、量と時間は統合されていないことを意味する。また、競争採餌はSSにおいてより強い量のリスクを発生させるが、その効果はリスク回避特性と正反対に現れていることがわかる。つまり、競争採餌による衝動性充進は、利益相反によるリスク感受性で説明することができない。

## (3) リスク感受性は食性に対応して種分化する：3種のカラ類の比較研究の結果

量のリスクを回避する行動形質は、その系統的な位置づけによらず多種の動物に見出されている。食性の異なる3種のカラ(近縁種)の間で、リスク感受性を行動学的に比較したところ、より昆虫食性の強いシジュウカラ・ハシブトガラにおいて、リスク嗜好性が見出された。他方、種子食性のヤマガラではヒヨコと同様のリスク回避性が見出された。

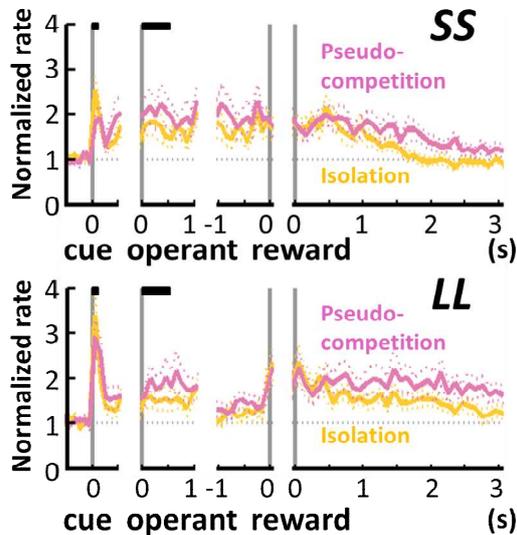
リスク感受性が近縁種の間でも、その食性分化と何らかのつながりを持ちながら、大きく分化しうることを示す。また、ヤマガラはこれら3種の中では体サイズがもっとも大きな優先種となっており、シジュウカラ・ハシブトガラなどと混群を形成して採餌することが知られている。種間の採餌競争が、リスク感受性の原因となっている可能性がある。いずれにせよ、リスク感受性は選択衝動性とは独立の行動形質を表現する変数であると考えることが妥当である。

## (4) 競争採餌条件は脳基底核(線条体腹内側部、側坐核)のニューロン活動に修飾を及ぼす：ヒヨコを用いた神経生理学実験

上述のように、線条体ニューロンには、手がかり提示期に一過的な活動を示すものがあり、その発火頻度は、その手がかり(色)と連合した餌の量、あるいは近さとの相関を示す。これらの手がかり期活動が、競争下で

活動修飾を示すか否か、検討した。

その結果、ニューロン集団のレベルで、競争は手がかり期の活動を抑制することが見出された。(下図参照)



この図は、行動タスクと関連する活動を示した 23 個のニューロンの活動を、それぞれ正規化し、その平均 (および標準誤差) としてあらわしたものである。上は SS に対する応答、下は LL に対する応答をそれぞれ示す。黄色のトレースが非競争条件、シアン色のトレースが同じニューロンの競争下におけるものである。手がかり期 (cue) において抑圧が明確である。他方、オペラント期、およびその後の遅延期 (待ち時間) では、平均とトレースに差があるが、分散も大きく、ニューロンポピュレーションとしては有意な差とはならない。

この様に、報酬と結びついてその価値を表現するニューロン活動は、競争によって抑圧されることが判明した。この抑圧的修飾が、累積的に選択衝動性の亢進をもたらすか否か、この点が次の課題となる。

#### 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 1 1 件)

①Kawamori, A., Matsushima, T. (2012) Sympatric divergence of risk sensitivity and diet menus in three species of tit. *Animal Behaviour* (査読あり) 84: 1001-1012 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.026>)

②Yamaguchi, S., Aoki, N., Kitajima, T.,

Iikubo, E., Katagiri, S., Matsushima, T., Homma, K.J. Thyroid hormone determines the start of the sensitive period of imprinting and primes later learning. *Nature Communications* (査読あり) (3:1081 | DOI: 10.1038/ncomms2088)

③Matsunami, S., Ogura, Y., Amita, H., Izumi, T., Yoshioka, M., Matsushima, T. (2012) Behavioural and pharmacological effects of fluvoxamine on decision-making in food patches and the inter-temporal choices of domestic chicks. *Behavioural Brain Research* (査読あり) 233: 577-586 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.bbr.2012.05.045>)

④Miura, M., Matsushima, T. (2012) Preference for biological motion in domestic chicks: sex-dependent effect of early visual experience. *Animal Cognition* (査読あり) 15: 871-879 (DOI 10.1007/s10071-012-0514-x)

⑤Yamaguchi, S., Aoki, N., Kobayashi, D., Kitajima, T., Iikubo, E., Katagiri, S., Matsushima, T., Homma, K.-J. (2011) Activation of brain-derived neurotrophic factor (BDNF)/TrkB signaling accompanying filial imprinting in domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*). *NeuroReport* (査読あり) 22: 929-934 (doi: 10.1097/WNR.0b013e32834d0be7)

⑥Ogura, Y., Matsushima, T. (2011) Social facilitation revisited: increase in foraging efforts and synchronization of running in domestic chicks. *Frontier in Neuroscience* (査読あり) 5: article 91 (pp.1-12; doi: 10.3389/fnins.2011.00091).

⑦Amita, H., Matsushima, T. (2011) Instantaneous and cumulative influences of competition on impulsive choices in domestic chicks. *Frontier in Neuroscience* (査読あり) 5: article 101 (pp.1-8; doi:

10.3389/fnins.2011.00101).

⑧Yamaguchi, S., Katagiri, S., Aoki, N., Iikubo E., Kitajima, T., Matsushima, T., Homma, K.-J. (2010) Molecular function of microtubule-associated protein 2 for filial imprinting in domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Neuroscience Research* (査読あり) 69: 32-40 (doi:10.1016/j.neures.2010.09.002)

⑨Yamaguchi, S., Fujii-Taira, I., Hirose N., Kitajima, T., Katagiri, S., Kawamori, A., Matsushima, T., Homma, K.-J. (2010) Bioluminescence imaging of c-fos gene expression accompanying filial imprinting in the newly hatched chick brain. *Neuroscience Research* (査読あり) 67: 192-195 (doi:10.1016/j.neures.2010.02.007)

⑩Amita, H., Kawamori, A., Matsushima, T. (2010) Social influences of competition on impulsive choices in domestic chicks. *Biology Letters* (査読あり) 6: 183-186 (DOI:10.1098/rsbl.2009.0748)

⑪Kawamori, A., Matsushima, T. (2010) Subjective value of risky foods for individual domestic chicks: a hierarchical Bayesian model. *Animal Cognition* (査読あり) 13: 431-441 (DOI 10.1007/s10071-009-0293-1)

[学会発表] (計43件)

①松島俊也 (招待講演) 価値と決定の多元性に関する神経生態学的根拠について、ASCONE (日本神経回路学会オータムスクール)、2012年11月26日、かたくら諏訪湖ホテル、諏訪市、長野。

②Ogura Y., Matsushima T. (poster) Social facilitation in domestic chicks: increase in foraging efforts and synchronization of running. SfN2012 (42nd Annual Meeting of the Society for Neuroscience), 17 October 2012, Convention Center, New Orleans, USA.

③Aoki N., Yamaguchi S., Kitajima T, Matsushima T., Homma K.-J. (poster) Rapid inflow of thyroid hormone induced by visual imprinting primes later learning. SfN2012 (42nd Annual Meeting of the Society for Neuroscience), 17 October 2012, Convention Center, New Orleans, USA.

④Yamaguchi S., Aoki N., Kitajima T, Matsushima T., Homma K.-J (poster) Thyroid hormones determines the start of the sensitive period of visual imprinting. SfN2012 (42nd Annual Meeting of the Society for Neuroscience), Convention Center, 17 October 2012, New Orleans, USA.

⑤Matsushima T. (invited plenary lecture) Chick neuro-economics: profitability, risk and competition. In: ICN2012 (10th International Congress of Neuroethology), 10 August 2012, University of Maryland, Maryland, USA.

⑥松島俊也 (招待講演) 競争、衝動性、同調：ヒヨコから見る集団のダイナミクス、公開講演会「スワーム：群れの創発的挙動生成」(SICE、システム・情報部門、スワームロボティクス調査研究会)、2012年7月20日、京都大学、京都。

⑦松島俊也 (招待講演) 衝動性の二つの理由：神経生態学の試み、第9回北海道大学脳科学研究教育センター シンポジウム「高次脳機能のメカニズム」(2011年12月2日)、北海道大学、札幌。

⑧Amita H., Matsushima T. (poster) Competitive foraging context nullifies the neural representation of anticipated/gained rewards in nucleus accumbens and medial striatum of the domestic chick. Annual meeting of the Society for Neuroscience, November 12-16, 2011, W. E. Washington Convention Center, Washington DC, USA

⑨松島俊也 (招待講演) 競争と意思決定、ただしヒヨコの場合：日本生態学会第58回大会 (2011年3月8-12日)、札幌コンベンションセンター、札幌、北海道。

⑩松島俊也 (招待講演) 神経行動学入門、行動学南の学校：日本動物行動学会第29回大会 (2010年11月19-21日)、沖縄県男女共同参画センターテイルル、那覇、沖縄。

⑪Ogura Y, Amita H, Matsushima T. (symposiast) Chick economics: competitive foraging socially increases work investment and chronically enhances impulsive choices. (Oral presentation at participant symposium, The 9<sup>th</sup> International Congress of Neuroethology, August 2-7, 2010, Congress Auditorium,

Salamanca, Spain

⑫ Matsushima T. (invited lecture) Chick economics: some good reasons to be impulsive. (Invited talk at Rovereto Workshop on Cognition and Evolution), June 18-20, 2010, University of Trento, Rovereto, Italy

⑬ Miura M, Matsushima T. (poster) Imprinting induces predisposed preference to biological motion in newly-hatched domestic chicks. (Poster at Rovereto Workshop on Cognition and Evolution), June 18-20, 2010, University of Trento, Rovereto, Italy

(他 30 件、平成 22 年～24 年)

〔図書〕 (計 1 件)

① 松島俊也、朝日学生新聞社、「動物に心はあるだろうか？初めての動物行動学」、2012 年発行、191 頁

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.sci.hokudai.ac.jp/bio/teacher/t-0190.php>

<http://www.sci.hokudai.ac.jp/~matsushima/chinou3/Welcome.html>

[http://www.sci.hokudai.ac.jp/~matsushima/chinou3/Matsushima\\_english.html](http://www.sci.hokudai.ac.jp/~matsushima/chinou3/Matsushima_english.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

該当なし。

### (3) 連携研究者

該当なし。