

学位論文題名

Neuroethological studies of competitive foraging in domestic chicks

(ニワトリ雛の競争採餌に関する神経行動学)

学位論文内容の要旨

【序論】

本学位論文は四章から構成される。第一章ではこれまでの採餌行動に関する行動生態学的知見から経済的意思決定の神経科学的知見まで総説する。第二章ではニワトリ雛を用いて競争採餌が意思決定に及ぼす影響を調べた。特に競争採餌の経験が、現実の利益の干渉がなくとも、選択衝動性を亢進することを見出した。第三章では意思決定が過去の採餌経験だけでなく、その場の採餌状況によっても文脈的に変わるか検討した。その結果、選択衝動性の亢進には数日にわたる経験を必要とする一方、選択までの反応潜時は採餌状況によってすみやかに短縮することが判明した。第四章では、競争採餌による内側線条体／側坐核の単一ニューロン活動の文脈的修飾を調べた。現実の収益が損なわれないにも関わらず、競争採餌は餌の予期と評価に関わる神経活動を可逆的に減弱させることを示す。

【第一章】競争採餌の神経行動学の背景となる生態学・心理学・神経経済学的研究

行動生態学では、どのような採餌行動が適応的であるか議論されてきた。1個体が単独で採餌する状況下では、餌の利潤率(餌から得られるエネルギー／餌を得るまでの時間)に従うことで最適採餌が実現する(Charnov 1976)。では、複数の個体が社会的に採餌する局面はどうだろうか。社会採餌は捕食者検出や餌の発見に有利である(Foster and Treherne 1981, Crook 1964, Lack 1968)。しかし、社会採餌は餌資源の競合を引き起こし、自分の餌を他個体に奪われるリスクを高める。社会採餌のもとで、利潤率に従う最適採餌戦略は安定な戦略になりえない(Giraldeau and Caraco 2000)。社会採餌がどのような採餌戦略を導くか検証する必要があるが、実験条件を厳格に統制して行われた研究は稀である。

他方、ヒトを対象とした実験心理学、特に選択の意思決定に関わる研究では、異時点間選択として知られる課題が、統制された方法として広く用いられてきた。「すぐに得られる小さい報酬(SS)」と「待って得られる大きい報酬(LL)」との二者択一選択である(Ainslie 1974, Mazur 1987)。ここではSSをより多く選ぶ時、その行動形質を選択衝動性と呼び、不適応な行動と見なされる。この選択衝動性を説明する心理学モデルとして、遅延割引モデルがある(Ainslie 1975)。すなわち、報酬を得るまでの遅延が長いほど、報酬の主観的価値は単調減少すると考える。遅延割引モデルはヒトや多くの動物に適用された(Ainslie 1975, Mazur 1987, Green et al. 1994)。しかし、遅延割引が生物学的に適応的かどうかについては問われていない。

社会採餌の考え方を導入することで、動物がなぜ遅延割引をおこなうか説明できるかもしれない。自然界では、遅延が長いほど、他個体による横取りや捕食者による妨害によって餌が得られないリスクが高まると考えられる(回収リスク仮説; McNamara and Houston 1987, Sozou 1998)。この仮説を実験的に検証するため、競争採餌がニワトリ雛に強い遅延割引をもたらすか、第二章と第三章で調べた。

神経経済学では、ヒトや動物が報酬をどのように評価し、どうやって意思決定をおこなうのか、神経科学的手法によって調べられてきた。大脳皮質、大脳基底核、中脳、視床の広範な領域において、報酬の神経表象があることが明らかになってきた(Schultz et al. 1997, Komura et al. 2001, Izawa et al. 2005, Padoa-Schioppa and Assad 2006)。これらの領域では報酬の量・遅延・質・確率といった報酬の価値に関わる神経活動が見つかった。

ている。いずれも、報酬の客観的価値を表現している。では、報酬の主観的価値はどうか。競争採餌によって、餌の客観的価値を変えずに、主観的価値だけを変えることができれば、この問題にアプローチできるかもしれない。この考えに基づき、第四章では大脳基底核（内側線条体／側坐核）の神経活動を記録し、競争採餌による餌の神経表象の修飾について調べた。

これまで行動生態学、動物心理学、神経経済学はそれぞれ独立した学問体系であった。しかし、動物の採餌行動を理解するためには、彼らの生態的背景を考慮したうえで、心理メカニズムや神経メカニズムを解明していくべきである。本学位論文では、『競争採餌の神経行動学』として、これらの知見の統合を試みる。

【第二章】競争採餌が選択衝動性に与える社会的影響に関する行動学的検討

競争採餌の経験によって選択衝動性が変化するかを調べた。孵化後1週齢のニワトリ雛を用いて4日間トレーニングをおこない、色ビーズをついばむと餌が得られることを学習させた。餌の種類は「0秒遅延、1粒の餌(SS)」、「D秒遅延($D=0, 1.5, 3.0$)、6粒の餌(LL)」、「餌なし(S-)」の3種類用意し、それぞれ異なる色のビーズと結びつけた。トレーニングを1羽でおこなった場合（単独採餌群）と3羽でおこなった場合（競争採餌群）の2群を比較した。テストでは両群ともに単独でSSとLLを二者択一させた。両群ともにLLの遅延時間Dが長いときほど、SSをより多く選んだが、競争採餌群の方がより強い選択衝動性を示した。さらに、競争による餌の損失は不必要だった。他個体との同所的な採餌経験だけで、選択衝動性が亢進したのである。このことは、ニワトリ雛が擬似的な競争採餌を経験するだけで、選択衝動性を適応的に亢進することができる可能性を示している。

【第三章】競争採餌が選択衝動性に与える即時的／長期的影響に関する行動学的検討

第二章では群間比較によって競争採餌の長期的な影響を調べたが、第三章では個体内比較によって競争採餌の影響を調べた。すなわち、目の前に他個体がいるかどうかによって、同一個体の選択衝動性が速やかに変化するかを調べた。トレーニングおよびテストでは、すべての個体が単独採餌と競争採餌の両方を経験した。第二章と同様、「0秒遅延、1粒の餌(SS)」と「1.5秒遅延、6粒の餌(LL)」の二者択一の結果を、単独採餌条件と競争採餌条件とで個体内比較したが、条件による選択衝動性の違いは認められなかった。選択衝動性の亢進には数日にわたる擬似競争採餌の経験が必要であると結論された。一方、ビーズをついばむまでの反応潜時は、競争採餌条件で速やかに短縮した。反応潜時の短縮は餌へのアプローチを素早くし、他個体に餌を奪われるリスクを低下させると考えられる。

【第四章】競争採餌が餌の神経表象に与える即時的修飾に関する神経生理学的検討

第二・三章で述べた行動修飾の脳内機構を理解する第一歩として、餌を表象する神経活動を調べた。可動式ワイヤー電極を内側線条体／側坐核に慢性的に埋め込み、課題遂行中の単一ニューロン活動を記録した。記録したニューロンの多数は、餌を予期する手がかり提示期、餌の出現を待つ遅延期、餌が出た後の報酬期において特徴的活動を示した。35羽から記録した112個のニューロンを、擬似競争の有無の両条件で活動を安定に記録した35個に絞りこんだ。非競争条件での活動時期に応じて3群に分類し、群ごとに競争採餌による修飾の有無を解析した。①その結果、手がかり提示期の神経活動が、擬似競争によって有意に減弱することがわかった。減弱はSSとLLの両方の試行で見られ、かつ解析した範囲で減弱は可逆的であった。先行研究において、手がかり刺激期の活動は記憶に基づく餌の有無や価値（量・近さ）を予期表象することが知られている(Izawa et al. 2005)。色手がかりから餌を想起する過程が、競争の知覚により弱まったのである。②更に、報酬期の活動も擬似競争によって減弱した。減弱はSS試行で有意だったが、LL試行では差は示唆的に留まった。現実の報酬を評価する過程が、競争の知覚により弱まったと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 松 島 俊 也
副 査 教 授 高 畑 雅 一
副 査 教 授 田 中 真 樹 (医学研究科)

学 位 論 文 題 名

Neuroethological studies of competitive foraging in domestic chicks

(ニワトリ雛の競争採餌に関する神経行動学)

博士学位論文審査等の結果について (報告)

本学位論文は四章から成る。第一章ではこれまでの採餌行動に関する行動生態学的知見から経済的意思決定の神経科学的知見までを総説した。第二章ではニワトリ雛を用いて競争採餌が意思決定に及ぼす影響を調べた。特に競争採餌経験が選択衝動性を亢進することを示す。第三章では意思決定がこれまでの採餌経験だけでなく、その場の採餌状況によっても変わるのか調べた。選択衝動性の亢進には数日にわたる経験が必要であることを示す。第四章では内側線条体／側坐核の餌の神経表象が競争採餌により修飾を受けるか調べた。競争採餌が餌の予期表象を減弱させることを示す。側坐核ニューロンによる報酬の主観的価値が競争経験で抑圧される事を通して、選択衝動性が亢進する可能性が示された。

【第一章】競争採餌の神経行動学

従来、行動生態学、動物心理学、神経経済学はそれぞれ独立した学問体系であった。しかし動物の意思決定を理解するためには、その生態的背景を考慮したうえで、心理メカニズムや神経メカニズムを解明していくべきである。本学位論文では、競争採餌の神経行動学としてこれらの知見を統合することを試みる。

【第二章】競争採餌が選択衝動性に与える社会的影響

ニワトリ雛を用い、競争採餌の経験によって選択衝動性が変化するかを行動学的に調べた。孵化後1週齢のニワトリ雛に4日間トレーニングをおこない、色ピーズをついばむと餌が出てくることを学習させた。ピーズの色は餌の種類と結びつけた。餌の種類は「0秒遅延、1粒の餌(SS)」、「D秒遅延(D=0秒、1.5秒、3.0秒)、6粒の餌(LL)」、「餌なし(S-)」の3種類用意した。トレーニングを1羽でおこなった単独採餌群と3羽同時におこなった競争採餌群の2群に対し、テストでは1羽でSSとLLの二者択一をさせた。2群と

も、*LL* の遅延 *D* が長いときほどそれを避け、*SS* をより多く選んだ。しかしこの傾向は両郡で異なり、競争採餌群の方がより強い選択衝動性を示した。さらに、実際に餌の損失を経験していなくても他個体と同所的に採餌した経験だけで選択衝動性が亢進することがわかった。このことは、他個体との餌資源の奪い合いが起こる環境では、より適応的な衝動性へ行動特性を変えていく事を示すものである。

【第三章】競争採餌が選択衝動性に与える即時的／長期的影響

第二章では群間比較によって競争採餌の影響を調べたが、第三章では個体内比較による競争採餌の影響を調べた。すなわち、目の前に他個体がいるかどうか、その文脈の違いによって同一個体の選択衝動性が速やかに変化するかを調べた。トレーニングおよびテストでは、すべての個体が単独採餌と競争採餌の両方を経験した。「0 秒遅延、1 粒の餌(*SS*)」と「1.5 秒遅延、6 粒の餌(*LL*)」の二者択一の結果を単独採餌条件と競争採餌条件とで個体内比較したところ、条件による選択衝動性の違いは認められなかった。したがって、選択衝動性の亢進には数日にわたる競争採餌の経験が必要である。一方で、ピーズを啄むまでの反応潜時は競争採餌条件において短縮した。反応潜時の短縮は、他個体に餌を奪われるリスクを低下させるための適応的行動と解釈しうる。

【第四章】競争採餌による餌の神経表象の即時的修飾

競争採餌がどのような神経メカニズムによって採餌行動を変えるのか。これを調べるため、競争採餌によって餌の神経表象がどのように修飾されるかを、神経生理学的手法によって調べた。可動式ワイヤー電極を終脳腹側部にある内側線条体／側坐核に慢性的に埋め込み、自由行動下で単一細胞記録をおこなった。内側線条体／側坐核の多数のニューロンは、餌を予期する手がかり刺激期・餌の出現を待つ遅延期・餌が出た後の報酬期、のどの時期においても、特徴的な活動を示した。記録した 112 個のニューロンの内、長時間にわたって安定な記録ができた 35 個のニューロンで、競争による修飾を検討する事ができた。これら 35 個を応答時期によってタイプ分類し、どの時期の活動が競争採餌によって修飾されるか検討した。ニューロン集団を統計的に解析した結果、手がかり刺激期の神経活動が競争採餌によって減弱することがわかった。この減弱は *SS* と *LL* の手がかり刺激の両方で見られた。他方、遅延期活動（意思決定に基づく報酬接近の表現）・報酬期活動（現実には得られた報酬の表現）は著しい修飾を示さなかった。先行研究において、手がかり刺激期の活動は記憶に基づいた餌の有無、餌の量、餌の近さの予期表象であることが知られている(Izawa et al. 2005)。したがって、競争採餌は記憶に基づいて想起された餌の予期表象を修飾している可能性が示唆された。

本研究は生態学・心理学・神経経済学という多様な学問的背景を、採餌決定の衝動性とその社会的修飾という枠組みによって一元的に理解しようとする、学際的な研究である。競争が主観的価値評価系の修飾を介して選択衝動性を高める可能性を、明確な実験的根拠をもって示したものであって、意思決定研究に於いて極めて重要な貢献をなしたものと認められる。

よって著者は北海道大学博士（生命科学）の学位を授与される資格あるものと認める。