



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ヒヨコの経済学：採餌効率に基づく選択
Author(s)	松島, 俊也; 青木, 直哉
Citation	認知科学, 12(3), 177-187
Issue Date	2005-09
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/30162
Type	journal article
File Information	n12-3.pdf



ヒヨコの経済学：採餌効率に基づく選択

Chick Economics: Choice Based on Foraging Efficiency

松島 俊也・青木 直哉
名古屋大学・院・生命農学研究科

〒464-8601 名古屋市千種区不老町
電話・ファックス：052-789-4081
電子メール：matusima@agr.nagoya-u.ac.jp

アブストラクト

孵化後1週間のニワトリのヒヨコは、餌によって強化される色弁別課題を容易に獲得する。連合が成立した後に二つの色手がかりの択一選択を行わせたところ、短期的な採餌効率を正しく予測して選択することが分かった。さらに大脳の腹側線条体・側座複合（基底核）と弓外套腹側部（大脳連合野のひとつ）は、採餌効率の予測値の異なる時間因子に預かることが判明した。基底核を破壊すると、餌までの待ち時間を忌避するように選択がシフトした。他方、連合野を破壊した場合には、採餌局面における処理時間を忌避するように選択がシフトした。以上の結果から、ヒヨコの実験は待ち時間（報酬遅延）と処理時間（労働コスト）の和を分母とする採餌効率の予測値に基づくこと、これら二つの時間要素は脳内の別の領域に神経基盤を持ち、神経生態学的に独立な因子であることが判明した。

キーワード：採餌理論、利潤率、労働コスト、選択、意思決定

Abstract

Week-old chicks quickly learn to peck colored beads when reinforced by food rewards. In binary choice tests, the trained chicks made choices based on anticipated values of foraging efficiency. Two forebrain regions proved to be involved in the anticipation, *i.e.*, ventral striatum / nucleus accumbens complex (basal ganglia) and arcopallium (an association area of lateral forebrain). Localized lesions of the basal ganglia caused an impulsive choice away from a long waiting time. On the other hand, lesions of the association area caused an impulsive choice away from a long consumption time. These results suggest that 1) chicks make choices based on foraging efficiency, in which sum of the waiting time (or time-to-reward) and the consumption time (or work cost) serve significant denominator, and 2) these two time domains have distinct neural substrates, thus are assumed to be neuro-ecologically distinct factors.

Keywords: foraging theory, profitability, work cost, choice, decision making

1. はじめに

1.1. 動物の「心」について

動物に「心」があるだろうか。特に哺乳類以外の動物にも、我々人間と類似の心的過程があるだろうか。この問いは生物学にとって根源的な問いであったにもかかわらず、「心」の真に生物学的な議論が困難であったために、長い間満足のいく研究戦略が確立しなかった。しかし近年、鳥を対象とした行動科学・認知科学が急速に進展することによって、鳥にも我々人と類似した認知過程があることが示唆されるようになった（渡辺, 1997）。Pepperberg (1999) はオウムの研究から鳥が音声表象を操作することを示した。カケスを用いた研究から、Clayton (1998) は鳥がエピソード様の記憶を持つこと、さらに Emery (2003) は「心の理論」を備えていることを示した。これらの研究は、豊富な実例によって鳥の心の世界を記述することに成功した。しかし、その進化的背景は未だ推論の域にとどまっている。

同様に普遍的な切り口を持つ研究方略として、近年の行動生態学の勃興がある。（Alcock, 2001 を一般的な概説書として薦める。）特に Stephens & Krebs (1986) は採餌行動の利益とコストを定量的に解きほぐすことによって、昆虫・魚類・鳥類を問わず成立する行為決定を記述することに成功した。採餌の行為選択は種を超えた共通の淘汰圧を受けて、経済的合理性を獲得してきたと考えることが妥当である。脳と行動は実験室で進化してきたものではない、野にあって淘汰を受け、今あるものとなっている。しかし、そのような行動形質を実現する過程とメカニズムについては関心が欠けており、淘汰を受ける対象を正面から問うことは回避されている。他方、脳科学も近年爆発的な展開を遂げた学問領域である。数十年前まで感覚受容・運動パターン生成などの素過程の解析に留まっていた課題も、今は情動・認知と行為決定、そして意識の実態に迫ろうとしている。しかし、動物（主に霊長類）の研究はあくまで人を解析するモデルに留まっており、真の比較を求めるものは稀である。

本論では、実験心理学的手法によって統制された実験室内の行動に関する研究を紹介するが、その主眼は、裏に隠れた採餌行動の生態学的背景と神経基盤を関連

させながら記述することにある。餌の様々な因子に対する神経表象を探り、採餌選択のアルゴリズムを検討した結果について述べる。その上で採餌決定に加わる淘汰圧について考察したい。

認知過程を神経科学と生態学のふたつの視点から見ることによって、初めて「心の進化」を厳格に議論できる、最小限の仮定のもとで明示的に検討する方略が立つ、と考えるからである。多様な系が同じ挙動を実現するため、これを追求する試みはしばしば発散する多くの解を見出してしまう。神経基盤と矛盾しないか、脳科学的なリアリズムがあるかどうか、これを検討することによって多くの可能な解の中から妥当なものを絞り込むことができる。同様に、生態学的に蓋然性が高いか、進化生物学的なリアリズムがあるかどうか、これを検討することによって更なる拘束条件を設定することができる。神経科学と生態学のふたつを試金石として認知過程を議論する所以である（Matsushima et al., 2003）。

その準備として、鳥の起源、鳥の脳の進化的な位置づけ、そして最適採餌理論について簡潔に整理する。なお本稿では行動生態学の採餌理論を中心にすえてヒヨコの選択を検討する。行動経済学が蓄積した膨大な知見に踏み込む事は避け、いくつかの重要な関連と異同を指摘するにとどめる。

1.2. 準備

1.2.1. 鳥の起源

鳥類と哺乳類が共通の有羊膜類（初期爬虫類）から分岐したのは、化石標本から古生代石炭紀、今から約3億年前の事と考えられている（Carroll, 1988）。ペルム紀（二畳紀）に入って著しい適応放散を遂げ、哺乳類へ続く枝（単弓類）は多様な哺乳類型爬虫類を生み出したが、その殆どが約2.5億年前のペルム紀末の大量絶滅で滅びた。中生代に入って多様化したのは、鳥へと続く枝（双弓類）である。双弓類は多様な動物群を含むが、その中の蜥形類と呼ばれる小さな動物群が中生代の間に多様な恐竜と鳥すべてを派生した。中生代の鳥類については、近年、羽毛を供えた化石標本が次々に発見されている。鳥が他の恐竜から明瞭な形で分岐したのはジュラ紀と推定されるが、未だに確定していな

い。彼らの多くは0.65億年前に起きたクレタ紀（白亜紀）末の大量絶滅に（あるいはそれに先立って）恐竜と共に失われた。しかし「鳥」は残り、双弓類の叢生の焼け跡からは、単系統ながらも多様な形質を備える現生鳥類が放散した。単弓類の細い枝からは哺乳類（真獣類）爆発的な放散を始めたが、これも新生代に入ってからのものである。

1.2.2. 鳥の脳

鳥の脳は従来、哺乳類の脳に比べて質的に劣ったものと考えられてきた。20世紀初頭の比較解剖学達は鳥の脳の大部分を占める領域を哺乳類の線条体と相同とみなし、それら全てに striatum を語幹として与えた。いわく hyperstriatum、neostriatum、archistriatum。これらの領域は、哺乳類の線条体とは発生学的にも神経回路学的にも何の対応関係もない。それがようやく理解されたのは近年のことである。しかし、この名前は残った。この誤解を解消するため命名法を改訂する国際的なコンソーシアムが形成されて、昨年その議論と合意の内容が公開された（Reiner et al., 2004）。鳥の脳の背側を占める領域は、機能的には哺乳類の大脳皮質に相当する領域とされ、pallium の語幹が与えられた。いわく、hyperpallium、nidopallium、arcopallium。頭文字はそのまま残そうという現実的な判断である。発生学的には哺乳類の扁桃体・前障複合と相同と考える説が、異論があるものの有力である。脳室の腹外側壁の肥厚により形成された、いわば脳室内に向かって突出肥大した皮質である。これに対して大脳腹側に広がる基底核系の解剖学的構造は、鳥と哺乳類との間でほぼ完全な相同関係が保たれている。おそらく初期爬虫類の段階で確立して以後、著しくは変化しなかったのだろう。更なる議論は清水（2000）Avian Brain Nomenclature Consortium（2005）を参照されたい。

1.2.3. 最適採餌理論

行動生態学上の最適採餌理論については、Stephens & Krebs (1986) がほぼ標準的な議論を展開している。また粕谷（1990）は行動生態学の数量的な理論枠組みを厳格に纏め上げて秀逸な著作であり、本稿は主にこれに依拠する。紙面の制限上、Charnov (1976) が展開したふたつの古典モデルの定性的な紹介にとどめる。どちらのモデルでも、単位時間あたりの採餌量（採餌効率、 R ）

を動物の決定に対する生態学的な評価関数として定義し、どのような採餌戦略がこの評価関数を最大にするか、を考える。なお Stephens & Krebs (1986) は評価関数を通貨（currency）と呼び換えているが、本稿では粕谷（1990）に従い通貨の語句を用いない。

1.2.3.1. 最適メニューのモデル

いくつかの種類の餌が存在する環境に一匹の動物が採餌する条件を考える。ここで、動物は餌を探し続けているか、あるいは見つけた餌を処理（摂取）しているか、どちらかの状態にあると仮定する。ひとつの餌から得られるエネルギー利得(e)と処理時間(h)は、それぞれの種類ごとに異なると仮定する。動物がある餌に遭遇したとき、 h の時間を消費して e の利得を確保することが良い選択であるかどうか、を考えるのである。もしその餌の e/h 比が大きく R を押し上げるのであれば、その餌を採るべきである。他方 e/h 比が小さければ、その餌を採らず（餌を「またいで」通り過ぎることによって）処理時間 h を更なる餌の探索に振り向けるべきである。このモデルは餌の e/h 比に従って、或る値以上の餌をいつも採り、それ以下の餌をいつも「またぐ」決定（これをゼロ—ワン選択と呼ぶ）が、最適であることを示している。（図 1A）

1.2.3.2. 最適パッチ利用のモデル

1種類の餌がパッチを作って空間的に不均一に分布する条件を考える。一匹の動物は時間をかけてパッチ間を移動し、ひとたびパッチに入るとパッチ内滞在時間に応じた量の餌が得られるものとする。滞在時間 t に対して餌量を与える関数を利得関数 $G(t)$ と呼ぶが、その1階微分値 $G'(t)$ は正、2階微分値 $G''(t)$ は負であることを仮定する場合が一般である。つまり滞在時間が長くなると共に、次第にパッチ内の餌をとりつくしていくため、収益低減が生じると考えるのである。パッチにどれだけ滞在したらそこを離脱して新しいパッチへ向かうべきか、最適なパッチ滞在時間は $G(t)$ によって決まる。このモデルは $G'(t)$ が、この環境全体から動物が期待できる平均採餌効率 R と等しくなった時点でパッチを離脱する決定が、最適であることを示している。（図 1B）

1.3 最適採餌理論と選択理論

1.3.1. 最適採餌理論は動物の選択を問題にしている。

昆虫・魚・鳥類を対象とした多くの行動生態学研究の結果、いくつかもの修正と仮定が必要であることが判明したものの、最適採餌理論の二つのモデルは動物の行動を簡潔かつ明示的に説明するものとして行動生態学の基礎とみなされるに至った（粕谷、1990; Alcock, 2001）。最適採餌を実現しているならば、動物には次の認知過程が備わっていると期待して良い。すなわち、

最適メニューを実現するために、動物は餌の利潤率 e/h を正しく予期し、それに基づいて餌を採るか否か（attack or leave）の選択をしなくてはならない。

最適パッチ利用を実現するために、動物は現在の瞬間利得率 $G(t)$ を正しく評価し、それに基づいてパッチに居つづけるか否か（stay or leave）の選択をしなくてはならない。

いずれの場合でも、最適採餌が突きつける問題は採餌効率に基づいた選択である。（図2）

1.3.2. 最適採餌理論は選択理論と同じ問題を扱っている。

どちらの場合でも選択は「近くて小さな餌」と「遠くて大きな餌」との二者択一選択である。の最適メニューでは、目の前の利潤率 e/h の餌と、更なる探索の後に得られるより良い餌との二者択一である。の最適パッチ利用では、次第に餌の密度が低くなっていく古いパッチに留まって次の餌を採るべきか、今そのパッチを立ち去って更なる移動の後に新しい（よって豊かな）パッチを採るべきか、この二者択一となる。Stephens（2001）は一連の理論的考察とカケスを被験者とする行動実験の結果から、最適パッチ利用と自己制御選択（self-control choice）の問題が定性的に同じ問題であることを指摘している。本稿で述べるヒヨコを用いた研究では、利潤率に基づく二者択一選択とその神経基盤を扱う。

なお次の諸点に留意する必要がある。第一に、行動生態学的文脈で扱う選択は attack or leave、stay or leave のように行為が非対称である。他方、以下の研究では、二つの対象のどちらを同じ行為で選ぶかが問題であって選択は対称的である。第二に、多くの自己制御選択

の課題では、報酬の量と報酬との時空間的な接近のみを問題にする。他方、以下の研究では生態学的な拘束条件を考慮し、餌を処理する時間を明示的に扱う。

2. ヒヨコの選択

2.1. 評価関数は何か？

動物は何を評価関数として選択を行っているのだろうか。期待される餌の総量か、それとも餌量を時間で割った採餌効率か。もし後者であるならば（最適メニュー・モデルのように）分母の時間因子に処理時間のみを繰り込んだ利潤率 e/h を考えるべきだろうか。それとも（最適パッチ利用モデルのように）待ち時間（あるいは移動時間）と処理時間の和を繰り込んだ採餌効率 R を考えるべきだろうか。さらに、動物は本当に最適メニュー・モデルから期待されるようなゼロワン選択をしているだろうか？また、最適パッチ利用モデルから期待されるような餌からの離脱を示すだろうか？我々は神経科学的な実験操作が容易であって行動の統制が明確に行いうる実験材料として、家禽の雛（ヒヨコ）を選んだ。

2.2. 実験系

ヒヨコは孵化後数日で独立した採餌を始める。新規な物体に対する忌避は弱い。積極的に啄ばんで餌か否かを吟味し、その視覚的特徴（主に色およびテクスチャー）と餌場の空間的手がかりを急速に学習する。この特性を利用し、餌を報酬として速やかに選択的な啄ばみを獲得させることができる。

赤・黄・緑・青などに着色したビーズ（手芸店などで売られているもの）をひとつ、アクリル棒の先端に固定して1-2秒間ヒヨコに提示する。ヒヨコが啄ばめば直ちにビーズは壁の中に引き込まれて、一定の遅延時間の後に一定量の餌を与えた。（図3）例えば、緑ビーズを啄ばめば1粒の餌がすぐに与えられる

（small-immediate reward）。赤ビーズを啄ばめば6粒の餌が遅れて与えられる（large-late reward）。報酬の遅延時間（0秒から3秒）と餌報酬の量（粟1粒あるいは6粒）が実験変数である。青のビーズも用意して同様に提示するが、青を啄ばんでも餌は与えない。孵化後

1週間齢のヒヨコを2時間ほどトレーニングすれば、ほぼ例外なくこの課題を習得し、赤と緑は確実に啄ばむが青は無視して立ち去るようになる。

このヒヨコに赤と緑の二者選択を迫った。二つのビーズを同時にヒヨコに提示するのはこれが初めてであって、新たに選択行動を学習させることはなかった。テストの結果を図4A(対照群の手術前のデータ:白丸)に示す(Izawa et al., 2003)。6羽ずつ異なる遅延時間で訓練された4群のヒヨコを用意し、データを独立に取った。0秒の群ではテスト試行の8割まで赤ビーズを選んで6粒を獲得し、2割ほどの試行では緑を選んだ。他方、3秒の群では逆転し、赤を選んだ試行は3割程度、残り7割の試行では緑を選び1粒を選んだ。

明らかに、ヒヨコは総収量を最大化していない。数秒待てば大きな餌(6粒)が与えられるにも関わらず、ヒヨコは待たずに直ちに与えられる小さな餌(1粒)を選んだ。ヒヨコの評価関数は利潤率 e/h ではなく、直近の未来における採餌効率 R であるように思える。処理時間だけではなく、待ち時間をも考慮しなくてはならないからである。また、ヒヨコは明らかにゼロワン選択をしていない。二者の間の採餌効率 R の相対値に依って選択を変えていると考えるのが妥当である。

2.3. 採餌効率

ヒヨコでは採餌効率 R を単純な式で推定することができる。利得と時間の様々な因子を全て明示的に扱うことができるからである。ここで n 粒の餌の選択肢から期待される採餌効率 $R(n)$ を次のように表現する。

$$R(n) = (g \cdot n - \phi \cdot \kappa n) / (D + \tau \cdot \kappa n) \quad (1)$$

g : 一粒の餌から得られるエネルギー・ゲイン

n : 粒の数

ϕ : 一回の啄ばみのコスト

κ : 一粒の餌を口に入れるために必要な啄ばみ数

D : 餌の遅延時間(あるいは餌までのアクセス時間)

τ : 一回の啄ばみに要する時間

餌は1種類しか考えないので、 $g = 1$ ゴマ単位 (sesame-unit: ゴマ一粒のエネルギー利得を1とする換算値) とする。我々の一連の研究では、ゴマ一粒を餌の最小単位として使っているからである。定数のうち実験的に与えられるものは $n (= 1, 6)$ と $D (= 0, 1, 2, 3 \text{ sec})$ である。実験的に求められるものは κ と τ であ

る。 τ は 0.3 秒から 0.5 秒の範囲で、ほぼ個体ごとに決まった一定の値をとる。他方、 κ は餌の形状・餌が撒かれた基盤の機械的性状・ヒヨコの熟練などによって決まる値であって、これも個体ごとにほぼ一定である。餌を扱いにくい条件に追い込むと、ある上限値を示してヒヨコはそれ以上の啄ばみ投資をしなくなる。この投資限界を κ_{max} とするが、この値はゴマに対して5から10の間を取る。ヒヨコは1粒のゴマのために10回近くの空振りを許容するのである。 ϕ の値は未知だが、高々 0.05 ゴマ単位と推定されている。いずれにせよごく小さな値である。

2.4. 選択決定と理論的予測

ゼロワン選択に替わる選択決定のルールとして、ここでは仮に選択理論から対応法則 (matching law; Herrnstein, 1997) を援用する。即ち、採餌効率 $R(n)$ を代入することによって赤ビーズを選ぶ試行の割合(選択比) $ratio$ は次のように与える。

$$ratio = R(6) / \{R(6) + R(1)\} \quad (2)$$

Herrnstein の議論では R として報酬の強化率を代入している。しかし、ここでは上記の実験結果に基づいて採餌効率 $R(n)$ を代入する。簡単な数式処理によって、次の二つの予測が実証可能な具体的な仮説として導かれる。

2.4.1. 予測1

二つの選択肢の遅延時間 D が異なる場合を考える。1粒の小報酬には短い遅延時間 D_1 が、6粒の大報酬には長い遅延時間 D_2 が割り振られる場合、 $ratio$ は次式(3)で与えられる。

$$ratio = 1 - \{D_2 / (D_2 + 6 \cdot D_1 + 7 \cdot \tau \cdot \kappa)\} \quad (3)$$

ここで上述の実験にあわせて D_1 を 0.1 ~ 0.5 sec とすると、 $ratio$ はいずれも D_2 に対して単調減少して図5Aで与えられる。 D_2 が 1 ~ 2 秒の範囲で選択は逆転し、小報酬を選ぶ選択の割合が大報酬より高くなる。図4Aの実験値と定性的に良く一致することに留意してほしい。ボトムアップに構成したこのモデルは、選択比の良い予測を与える。

2.4.2. 予測2

二つの選択肢の遅延時間 D が等しい場合、 $ratio$ は次式(4)で与えられる。

$$ratio = 0.5 + 2.5a / (7a + 2\kappa) \quad (4)$$

ただし、 $a = D / 6 \cdot \tau$ で与えられる定数である。同様に $D = 0.2, 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 3.0, 4.0$ とすると、 $ratio$ は κ に対して単調減少して図 5B で与えられる。つまり、 κ が大きくなって啄ばみ投資限界 κ_{max} に近づくほど $ratio$ は 0.5 に近づく。 κ を大きくしても選択は反転しない、と予測された。

この予測 2 を検証するために、 κ を実験的に操作する実験を行った。図 6A のように 2 群のヒヨコを用意した。第一群は平坦な板の上にゴマを乗せて与えた。このゴマは 1 粒あたり 1 回から 2 回啄ばめば良い。他方第二群では、直径 4 ミリ深さ 1.8 ミリの穴を 25 個うがった板の上にゴマを撒いた。この場合、 κ の値は有意に高くなった。ゴマ粒が穴の中に入り込んで、何回も啄ばまなければ取り出すことができなかったからである。黄ビーズには 6 粒のゴマを、橙色のビーズには 1 粒のゴマを、それぞれ連合させた。数日トレーニングを加えた後、二者択一テストを実施して黄ビーズ（6 粒のゴマ）を選ぶ選択比平均を求めたところ（図 5B）予測と定性的に一致し、第一群では平均 0.8 弱、第二群では平均 0.5 強となり、両者の間には有意な差が生じた。

2.5. 独立な神経基盤があるか？

本研究が提示するモデルは選択比の実測値と良く一致した。採餌効率 $R(n)$ の式を書き直すと次のようになる。ただし、 $cost$ と $consumption_time$ は互いに他の従属変数である。

$$R(n) = (g \cdot n - \phi \cdot \kappa n) / (D + \tau \kappa n) \\ = (gain - cost) / (waiting_time + consumption_time) \quad (5)$$

これは最適採餌理論と選択理論のあからさまな折衷である。つまり二つの理論がいずれも、単独ではヒヨコの行動を十全に説明しないことを意味する。ヒヨコは長期平均利益率を最適化する戦略を採っておらず、対応法則に従うことによって最適採餌から逸脱している。選択理論との一致もまた部分的であり、採餌効率を評価関数とすべきである。

このモデルには神経科学的なリアルリズムがあるだろうか。選択のアルゴリズムが明示的に記述できていない現段階では有効な検証点は多くないが、次を作業仮説を実験的に検討することは可能だった。即ち、

ヒヨコは $gain, cost (consumption_time), waiting_time$ の 3 変数について、
独立な神経表象を持つ。

以下、局所的な脳破壊が選択に及ぼす効果について述べる。実際、破壊の効果は部位特異的であって、これら 3 つの変数のひとつだけに選択的な影響を及ぼすものだった。

3. 脳の局所破壊と採餌効率に基づく選択

3.1. 餌の予期に関わる脳部位

課題遂行中のヒヨコの脳から、覚醒下・自由行動下で神経活動を記録する実験を行うことによって（Yanagihara et al.; 2001; Aoki et al., 2003）餌報酬の予期に関わる大脳の領域を絞り込むことができた。ひとつは腹側線条体から側座核に至る領域であり、これは哺乳類の新線条体—側座核と解剖学的に相同である。もうひとつは大脳外側に位置する弓外套であり、これと相同関係をもつ哺乳類大脳の構造はいまだ同定されていない。進化の過程で独立な発達を遂げた脳部位と考えることができる。

3.2. 腹側線条体 - 側座核と衝動的選択

破壊によってヒヨコの衝動性が亢進した（Izawa et al., 2003）図 4B の黒丸データに、実験群の手術後の選択を示す。破壊前、1 秒の後に得られる 6 粒の餌は直ぐに（0.1 秒以上の遅延をもって）得られる 1 粒の餌に比べて、より多く選ばれていた。しかし破壊後この選択は逆転し、ヒヨコは 1 粒をより多く選ぶようになった。2 秒群・3 秒群も同様である。しかし、0 秒群（1 粒も 6 粒も約 0.1 秒強の遅延で与えられた群）では破壊の効果はまったく見出されない。つまり予期される量に基づいた選択には影響しなかった。このように腹側線条体の破壊はヒヨコの持っていたわずかな自己制御を奪い、ヒヨコは 1 秒を待てば得られる大きな餌を放棄したのである。予期される餌の $waiting_time$ だけを実験的に操作することができた。

3.3. 弓外套と労働回避選択

破壊の効果は線条体の場合と大きく異なるものであ

った (Aoki et al., submitted)。同様に餌の量に基づく選択に変化はなかったものの、6粒の餌に対する明らかな回避が見られるようになったのである。図6に弓外套破壊の効果を示す。この場合報酬の遅延時間は1.4秒に固定しており、選択肢によって変わらない。赤・橙・黄・青の4色のビーズを用いた。赤は1粒のゴマ団子(6粒のゴマを糊で固めたもの)、橙は1粒のゴマ、そして黄は6粒のばらばらのゴマと連合させた。この場合、ヒヨコの選択は例外なく赤>黄、黄>橙、赤>橙となった(図6、白丸)。ゴマ団子が最も良く、6粒のゴマがそれに続いて、1粒のゴマが一番下となる。ところが破壊の後には黄>橙の選択だけが変化し、黄と橙の選択がほぼ等しい頻度となった(図6、灰色丸)。消費にたくさんの啄ばみが必要な餌を回避し、小さくとも速やかに消費しつくすことのできる餌を選ぶようになった。選択は労働投資を回避する方向へシフトしたのである。他方、腹側線条体-側座核を破壊した群(ventral striatum)ではこのような効果がなかった。また、どの群でも啄ばみの潜時や正確さなどに変化はなく、運動障害を示唆する兆候は一切認められなかった。またデータは省くが、弓外套を破壊しても3.2.で述べた選択には影響を生じなかった。餌の *consumption_time* だけを実験的に操作することができたのである。

いずれの破壊実験でも量に基づく選択には影響がなかった。これらの実験は「*gain, cost (consumption_time), waiting_time* が独立な神経表象を持つ」とする作業仮説と矛盾しない。実際、ニューロン活動の解析から *waiting_time* と強く関連する活動を示すニューロン群と、*gain* と関連するニューロン群とが、腹側線条体-側座核から混合する形で見つかっている (Izawa et al., 2005 in press)。餌の *gain* に基づく選択の神経基盤は、今後別の脳部位に探っていかなければならない。また、選択のアルゴリズムについてはいくつかの仮説を立てうるものの、いまだ実験的検証の段階にない。今後の研究に待ちたい。

4. 利益の追求と逸脱

4.1. 生態学的背景

既に述べたように、ヒヨコの選択は直近の未来(高々数秒後までの未来)における採餌効率に基づくものの、平均利益率はこの実験条件では最大化されていない。その生態学的背景は何だろうか。

現在までのところ、ニワトリの原種のセキショクヤケイに関して、野外の自然集団の生存曲線のデータが得られていない。しかし地上に巣をつくる早成性鳥類 (precocial birds: 孵化後速やかに自立して採餌する鳥類、キジ目など) 一般に着目すると、卵の65%~84%までが巣立ちまでに死亡している、と報告されている (Lack, D., 1954)。最大の死因は捕食によるものであり、さらに餓死・寄生虫による病死と続く。この値は留巢性鳥類(樹上などの解放性の巣で保育を受ける鳥類、スズメ目など)の22%~59%という死亡率よりはるかに高い。巣立ちの後さらに10%以上が失われて、成鳥になるまでの死亡率は80%~93%(鳥類全体の数値)ときわめて高い値になる。幼弱期の淘汰が極めて強い。

ここからは推定による議論だが、孵化直後の速やかな成長に寄与する遺伝的素因はより残りやすく、成長を妨げる素因は速やかに除かれたものと考えられる。対捕食者戦略を優先して身を隠し、少数の大きな餌を狙ってじっくりゆっくりと育つ、という選択肢も理論的にはありえたらう。しかし、彼らはこれを採らなかった。小さく断片化されてパッチ状に広く分布する餌(小さな昆虫やイネ科の植物の実)に依存したことが究極要因となったようだ。同腹の個体と一緒に賑やかに採餌することで捕食の危険を拡散し、ひとたび餌の分布するパッチに入った時には速やかに餌を回収することで他個体を出し抜く戦略を採った。啄ばみに要する時間的投資(τ : 1回の啄ばみに要する時間)は、star-nosed mole (モグラの一種)に見られるように (Catania, K.C. & Remple, F.E., 2005) 1回の啄ばみによって得られるカロリー利得(投資限界)を下限として限界まで短縮されたことだろう。

予期される餌の脳内表象も、この生態学的背景のもとではじめて理解できる。無論、外界の餌資源を正しく表現するものでなくてはならない。脳内表象の不正

確な個体は良い採餌決定をなしえず、速やかに淘汰されたであろうからである。行為選択のアルゴリズムが受けていた淘汰圧は、また別物だったと考えられる。二つの因子が重要である(Matsushima, 2005 in press)。ひとつは行為決定に要する時間的投資である。決定時間は確実な喪失機会としてヒヨコの経済学に繰り込まれたことだろう。

4.2. 即時採餌効率からの逸脱

もうひとつの因子は、決定に当たって考慮に入れるべき「未来」をどこまで繰り込むか、という点である。実際、多くの動物において行為決定は近視眼的な採餌効率からある程度開放されている。その1例に contra-free-loading と呼ばれる現象がある(Inglis et al., 1997)。目の前のボウルに餌がある。壁の穴にも同じ餌がある。ただし100ほどもうがたれた穴のうち、餌が入っている穴は4分の1に過ぎない。このような鳥かごに入れられたムクドリは、はじめはボウルの餌を採る。ムクドリはやがて壁に注意を向け、穴の覆いを一つ一つ開けながら、より手間のかかる壁の餌を採るようになる。「無料の餌」より「稼いだ餌」を選択するこの行動は、明らかに直近の未来における採餌効率を下けている。しかし、餌を稼ぐ過程でムクドリはその場の餌の空間的分布に関する情報をも稼いでいる。ボウルの餌はいつか無くなる。壁の餌も同様であるが、少なくとも壁の穴が餌を隠しているかどうか、この情報をもつ長期的な価値は高い。少なくとも、腹が満ちている今の時点では、ひとかけらのミールワームよりも高い価値を割り振ってよい。このように、より遠い未来に期待できる利益は採餌効率の近視眼的追求と対立する。ヒヨコを選択に見られる経済学は即時採餌効率に特化した系であって、極相を単純な形で表現している。しかし、ヒヨコはいつまでもヒヨコではない。逸脱は避けがたいのである。

即時採餌効率から逸脱した行為系は、今度は長期にわたる平均利益率について正確な表象を備えなくてはならない。今選び取る行為がもたらす利益が、過去の長い間実現してきた利益率に対して、有意に高いと予期される必要があるからである。情報の持つ見返りも、その利益計算を長期的に算出する装置がなければ有効

ではない。よって、今後の研究課題は、長期平均利益率の表象と保持、更新に関わるアルゴリズムの同定であるべきだろう。

文献

- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior* (7th ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Aoki, N., Izawa, E.-I., Yanagihara, S., & Matsushima, T. (2003). Neural correlates of memorized associations and cued movements in archistriatum of the domestic chicks. *European Journal of Neuroscience*, 17, 1935-1946.
- Aoki, N., Csillag, A., & Matsushima, T. (submitted). Localized lesions of arcopallium intermedium of the lateral forebrain reduced the choice of costly food reward without impairing reward-amount discrimination in the domestic chick. *Journal of Neuroscience*.
- Avian Brain Nomenclature Consortium. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Neuroscience*, 6, 151-159.
- Carroll, R.L. (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. New York, New York: Freeman and Co.
- Catania, K.C., & Remple, F.E. (2005). Asymptotic prey profitability drives star-nosed moles to the foraging speed limit. *Nature*, 433, 519-522.
- Charnov, E.L. (1976). Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.
- Clayton, N. & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395, 272-274.
- Emery, H.J. & Clayton, N. (2001). Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature*, 414,

443-446.

Herrnstein, R.J. (1997). The Matching Law, Papers in Psychology and Economics. (edited by H. Rachlin and D.I. Laibson). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Inglis, I.R., Forkman, B., & Lazarus, J. (1997) Free food or earned food? A review and fuzzy model of contrafreeloading. *Animal Behaviour*, 53, 1171-1191.

Izawa, E.I., Zachar, G., Yanagihara, S., & Matsushima, T. (2003). Localized lesion of caudal part of lobus parolfactorius caused impulsive choice in the domestic chick: evolutionarily conserved function of ventral striatum. *Journal of Neuroscience*, 23, 1894-1902.

Izawa, E.-I., Aoki, N., & Matsushima, T. (2005, in press) Neural correlates of the proximity and quantity of anticipated food rewards in the ventral striatum of domestic chicks. *European Journal of Neuroscience*.

粕谷英一 (1990). 『行動生態学入門』. 東京: 東海大学出版会

Lack, D. (1954). The evolution of reproductive rates. In: J. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford, "Evolution as a Process" pp.143-156. 伊藤嘉昭 (1978). 『比較生態学』. 東京: 岩波書店より引用.

Matsushima, T., Izawa, E.-I., Aoki, N., & Yanagihara, S. (2003). The mind through chick eyes: memory, cognition and anticipation. *Zoological Science*, 20, 395-408.

Matsushima, T. (2005, in press). Selection pressure on the decision-making process in conflict. Commentary to the review article "Survival with an asymmetric brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization" (by Vallortigara, G. & Rogers, L.J.) *Behavioral and Brain Sciences*.

Pepperberg, I.M. (1999). The Alex Studies.

Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Reiner, A., Perkel, D.J., Bruce, L.L. *et al.* (2004).

Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, 473, 377-414.

清水透 (2000). 心の進化と脳の進化. 『心の比較認知科学』(渡辺茂編). 京都: ミネルヴァ書房.

Stephens, D.W. & Krebs, J.R. (1986). Foraging Theory. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Stephens, D.W. & Anderson, D. (2001). The adaptive value of preference for immediacy: when shortsighted rules have farsighted consequences. *Behavioral Ecology*, 12, 330-339.

渡辺茂 (1997). 『ハトがわかればヒトがみえる』. 東京: 共立出版.

Yanagihara, S., Izawa, E.-I., Koga, K., & Matsushima, T. (2001). Reward-related neuronal activities in basal ganglia of domestic chicks. *NeuroReport*, 12, 1431-1435.

A 最適メニュー・モデル



B 最適パッチ利用・モデル

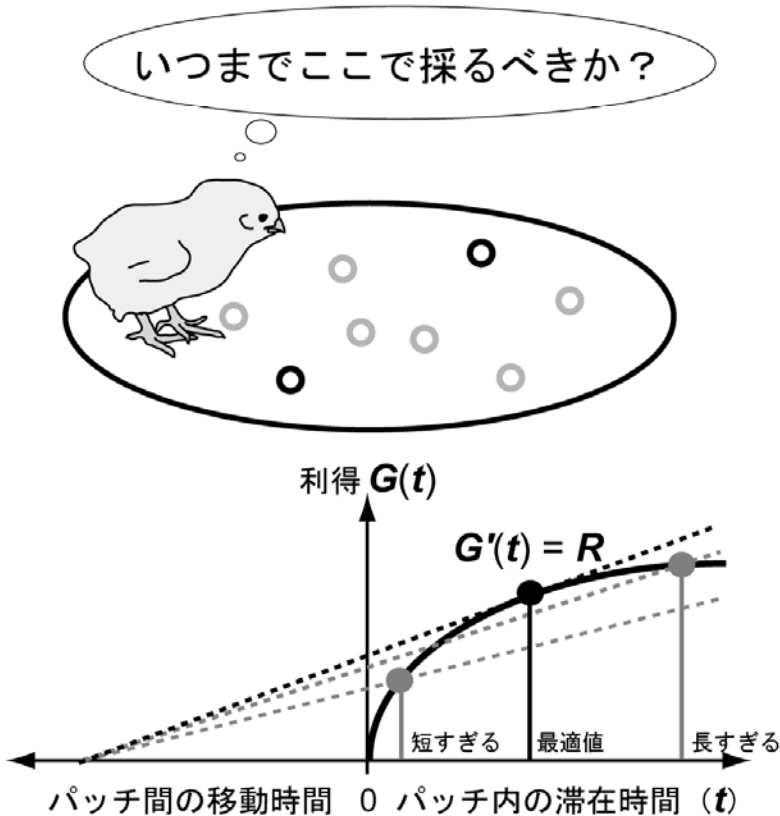


図1 最適採餌理論のふたつの古典モデル

A: 最適メニュー・モデル。何種類もの餌がある生息環境で採餌する一匹の動物を考える。このモデルは「採って」当面の利益を確保すべきか、それとも「またいで」より良い餌に遭遇する機会を優先するべきか、この決定に関わる。その餌の利潤率 (e/h) が重要であり、その値がある値を超えて大きい場合には、常にその餌を採るべきである。それ以下ならば、常に「またぐ」べきである。

B: 最適パッチ利用・モデル。一種類の餌がパッチ状に分布する生息環境で採餌する一匹の動物を考える。このモデルはパッチ内で採餌している時に、「留まってパッチの中で次の餌を探すべきか」、それとも「立ち去って次のパッチに移動すべきか」、この決定に関わる。パッチ内の滞在時間 (t) に対する利得の関数 $G(t)$ が重要であり、その一階微分値 $G'(t)$ が生息環境の平均利益率 R と一致した時点をもって立ち去るのが、最適である。なぜなら、パッチ間移動時間を考慮に入れた採餌効率 (点線の傾きによって与えられる値) が、この時点で最大になるからである。滞在時間がそれ以下でも以上でも、傾きは小さくなる。

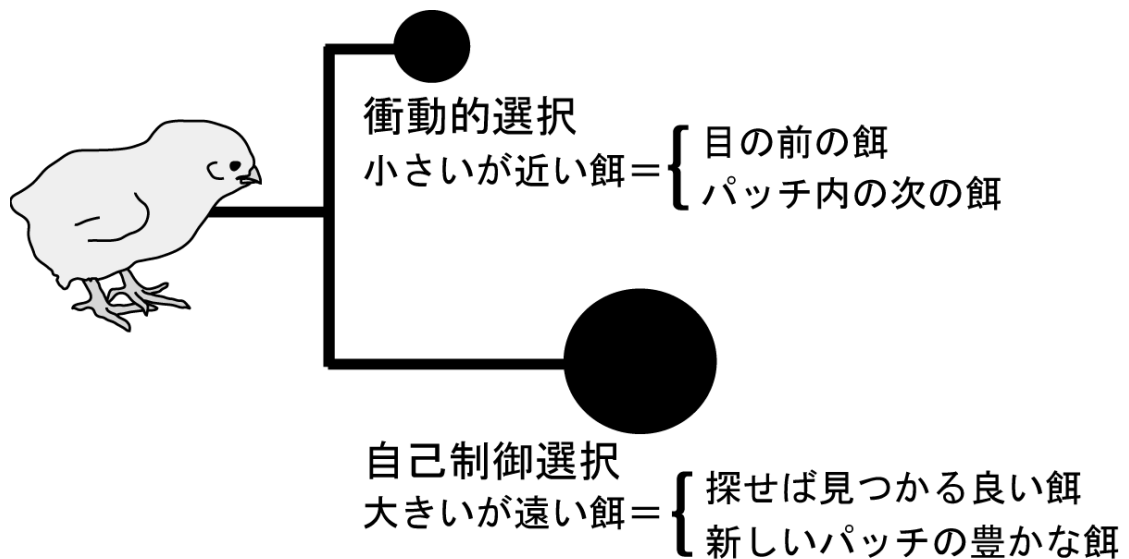
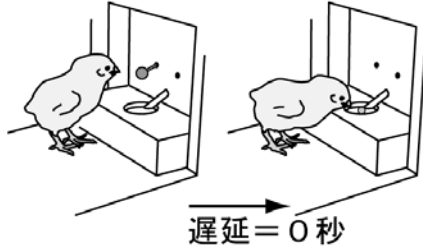


図2 最適採餌理論は動物の選択を問題にしている。

最適採餌理論の古典モデルはいずれも、動物の選択を問題にしている。最適メニュー・モデルは、「目の前の餌」と「探せば見つかる良い餌」との間の選択である。最適パッチ利用・モデルは、「パッチ内の次の餌」と移動して得られる「新しいパッチの豊かな餌」との間の選択である。いずれの場合でも、「小さいが近い餌」を採るか（衝動的選択）、「大きいが遠い餌」を採るか（自己制御選択）この二者選択を問題にしている。

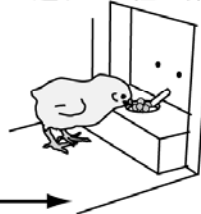
緑ビーズを啄ばむ すぐに1粒の粟を得る



赤ビーズを啄ばむ



遅れて6粒の粟を得る



遅延 = 0 to 3 sec

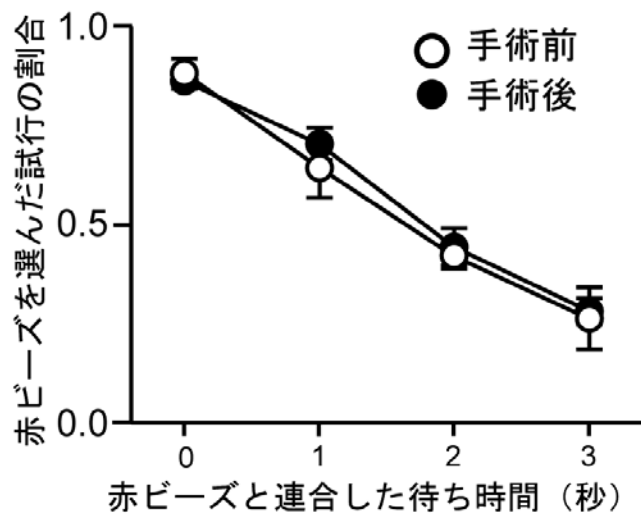


緑と赤の二者選択を迫る

図3 ヒヨコの選択を計る実験手順。

緑色のビーズを啄ばめば、直ちに1粒の粟（小報酬）を与えた。赤色のビーズを啄ばめば、0秒から3秒の遅延の後に6粒の粟（大報酬）を与えた。この遅延時間はヒヨコの群ごとに固定した。ビーズの色と報酬との連合が成立した後、直ちに、緑と赤のふたつのビーズを提示して二者択一を迫った。10試行の中の何試行で赤ビーズを選択したか、これを記録して選択率を求めた。

A 対照群



B 実験群

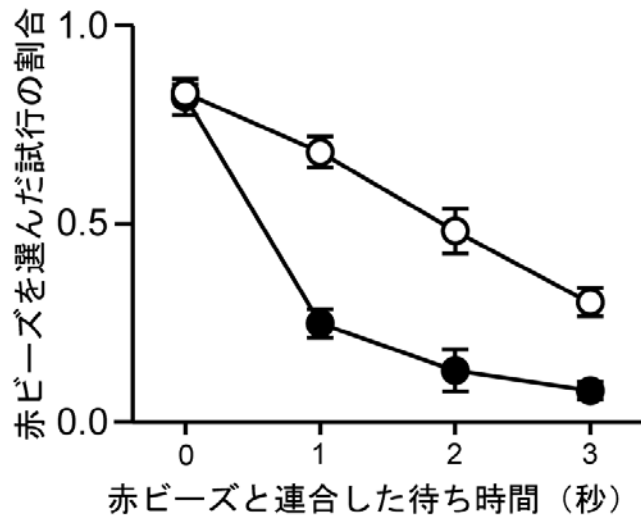


図4 報酬の遅延が選択率に及ぼす効果と、基底核(内側線条体-側座核複合)の局所破壊が選択に与える影響。

大報酬の遅延を横軸とし、それぞれの群のヒヨコを選択率を縦軸としてプロットしたもの。それぞれ6個体の平均値(丸)と標準誤差(エラー・バー)を示す。白丸は手術前のテストの結果、黒丸は手術後のテストの結果をそれぞれ示す。手術前・手術後それぞれに、4つの群の結果を実線で結んで示した。Aは対照群(シャム手術を施した群) Bは実験群(基底核破壊を施した群)のデータを示す。二元配置分散分析の結果、破壊は遅延時間に依存して選択率に有意な影響を及ぼしたと結論された。

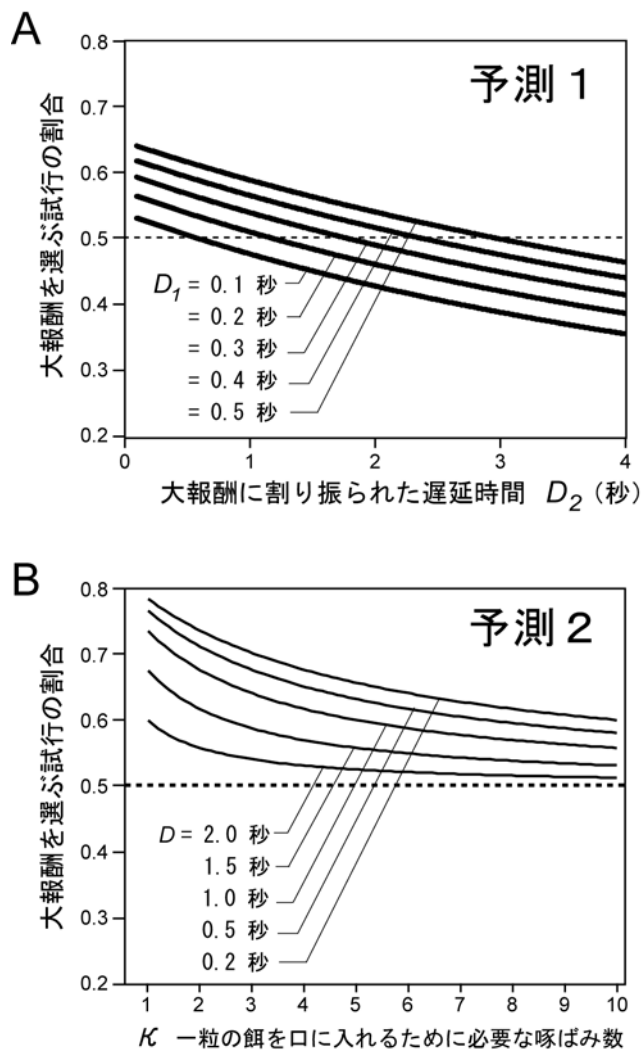


図5 採餌選択に効果を及ぼすふたつの因子：短期的な採餌効率と対応法則を仮定することで導かれるふたつの予測を示す。

A:ふたつの選択肢が異なる遅延時間（待ち時間）を持つ場合。横軸は大報酬に割り振られた遅延時間 D_2 を、縦軸は大報酬を選ぶ試行の割合を、それぞれ示す。小報酬に割り振られた遅延時間 D_1 の値が0.1秒、0.2秒、0.3秒、0.4秒、0.5秒の5つの場合について、得られた値をプロットした。点線は選択率0.5のレベルを示す。

B:ふたつの選択肢が同じ遅延時間を持つ場合。横軸は K （一粒の餌を口に入れるために必要な啄ばみ数）を、縦軸はAと同じく大報酬を選ぶ試行の割合を、それぞれ示す。共通の遅延時間 D の値が0.2秒、0.5秒、1.0秒、1.5秒、2.0秒の5つの場合について、得られた値をプロットした。点線は選択率0.5のレベルを示す。

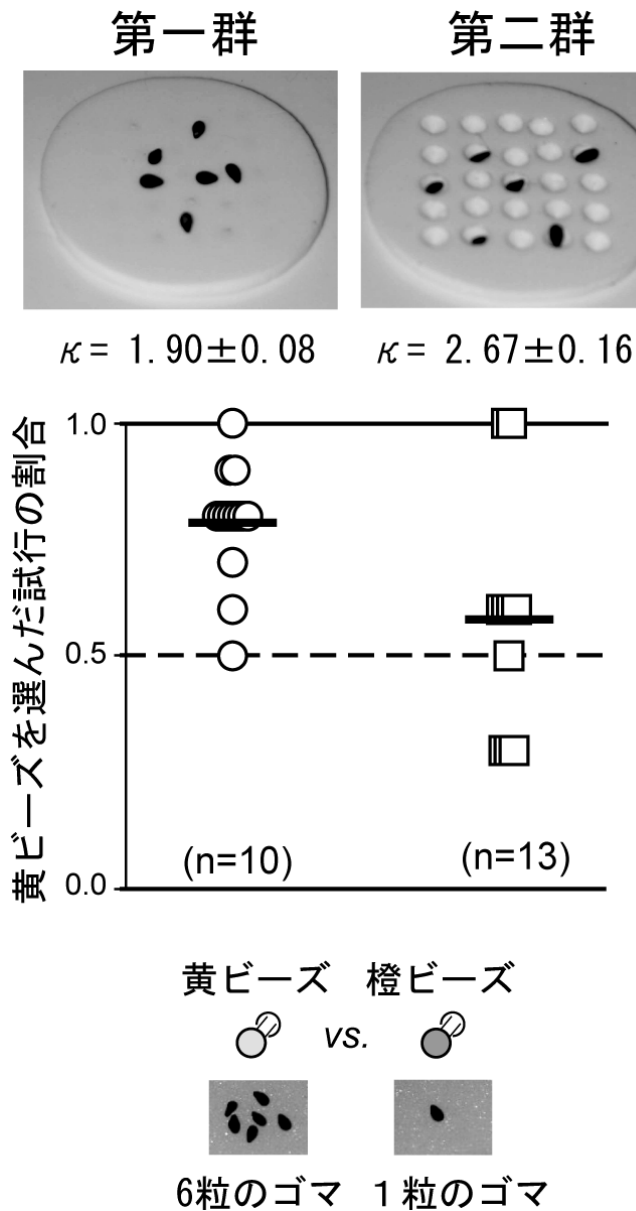


図6 κ が採餌選択に及ぼす効果。

ゴマの餌を載せた底板の形状を変えることによって、 κ の値を実験的に操作した。第一群(10羽)のヒヨコでは平らな板を用いたところ、 κ の値は 1.90 ± 0.08 (平均値 $\pm$ 標準誤差)となった。この条件下で、黄ビーズには6粒のゴマを橙ビーズには一粒のゴマをそれぞれ連合させた後、ふたつのビーズの二者選択を調べた。その結果、下のグラフ左側に示すように黄ビーズを選ぶ割合が高かった。白丸ひとつは一個体のデータを示す。丸の上に重ね書きした横棒は、群の平均値を示す。第二群(13羽)のヒヨコでは穴のあいた凸凹の板を用いたところ、 κ の値は 2.67 ± 0.16 (平均 $\pm$ 標準誤差)となった。選択率は下のグラフ右側に示すように低くなった。両群の選択率は、統計的に有意な差を示した。

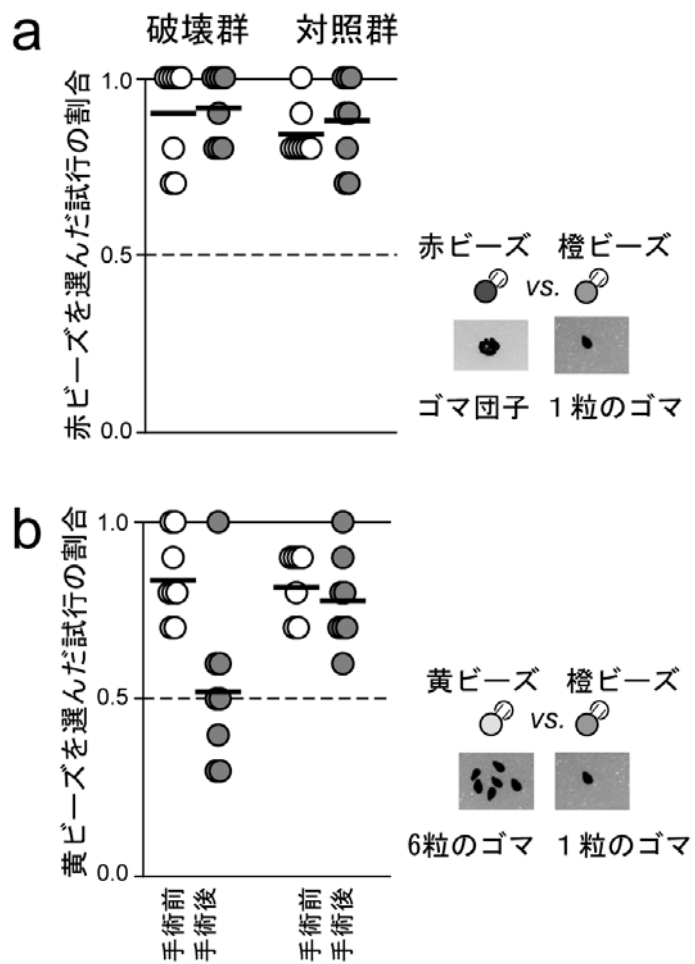


図7 弓外套破壊が選択率に及ぼす影響。

赤ビーズはゴマ団子（6粒のゴマをでんぷんで固めたもの）と、橙ビーズは1粒のゴマと、黄ビーズは6粒のバラバラのゴマ粒と、それぞれ連合させた。その後、赤ビーズと橙ビーズ（a）、黄ビーズと橙ビーズ（b）、それぞれの二者選択を調べて大報酬に対する選択率を求めた。それぞれ8羽からなる破壊群と対照群を用意し、手術前（白丸）と手術後（灰色丸）のテストの結果を示した。一つの丸は一個体のデータを示す。横棒は各群の個体平均値を示す。手術前・手術後で独立に検定を行った結果、群間の差はbでのみ統計的に有意だった。