

Title	マウスの摂水・摂食選択過程：コンピュータ・シミュレーションと実験
Sub Title	An analysis of eating and drinking choice in mice : computer simulation and experiment
Author	渡辺, 茂(Watanebe, Shigeru) 杉山, 鉄郎(Sugiyama, Tetsuro)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	1989
Jtitle	慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要：社会学心理学教育学 (Studies in sociology, psychology and education). No.29 (1989.) ,p.1- 7
JaLC DOI	
Abstract	
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000029-0001

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the Keio Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

マウスの摂水・摂食選択過程

—コンピュータ・シミュレーションと実験—

An analysis of eating and drinking choice in mice

—Computer simulation and experiment—

渡 辺 茂

Shigeru Watanabe

杉 山 鉄 郎

Tetsurou Sugiyama

SUMMARY

We propose a model that describes the choice behavior of animal under food and water deprivation. The duration of each deprivation gives an initial value of each drive and choice response reduces the value. Our model assumes that the probability of the choice matches the ratio of the two drives.

The validity of this model was examined through observation of behavior of mice in an operant chamber. Deprivation of food was fixed at 21 hours, and three levels of water deprivation were employed. The results agreed with the computer simulation of the model. Limitations of this model were discussed.

序 論

ヒトや動物の行動を観察すると、彼らが様々な行動のレパートリーを持っており、それらを必要に応じて次ぎ次ぎと発現させている事がわかる。有機体は同時にいくつもの反応を行なう事は出来ないで、行動は可能なレパートリーの中での絶えざる選択の結果であると考えられる。

二つの反応の選択が拮抗した場合の動物の特異な行動は「転位行動」として比較行動学者達の興味をひいてきたし、摂食行動となわばり維持の為の闘争行動の選択、遺伝子伝達の為の多様な戦略の選択などについては社会生物学者が様々なモデルを提供している。又、選択は心理学においても重要な課題の一つであり、理論的には Luce の選択公理や Tversky の選択理論などがあり、オペラント条件づけにおける Herrnstein の対応法則も極めて適用範囲の広い行動選択の法則である。

本論文では様々な選択のなかで、有機体がある平衡状態からの逸脱から復帰しようとする際の選択過程を扱う。この平衡状態からの逸脱を「動因」と呼ぶ。例えば自由に餌を摂取できる状態が平衡状態であり、一定の摂

食統制を行なった場合が動因のある状態である。動因が一つのみであれば選択の介在する余地はないが、多くの場合複数の動因が同時に発生しており、どの動因を優先して低下させるべきかという選択の問題が生じる。

最も単純な場合として水分の不足と餌の不足しかない場合を考えると、その状態は摂水動因と摂食動因を二つの次元とする2次元空間上のある点として表現できる(図1)。その空間を「反応切り替え線」によって分割する事を考える。有機体の状態を示す点が一方の領域(例えば、より摂水動因が強い領域)にあれば、摂水が選択され、他方の領域にあれば摂食が選択される。そして、選択の結果は動因の状態を表わす点を移動させる。従って、有機体の状態を表わす点は動因空間の中の選択の結果によって絶えず動いており、その位置によって次の反応選択が決定されると考えられる。そして、実際には2次元ではなく多次元の動因空間内のある点として有機体のある時点での状態が表現できる。これが McFarland の状態空間 (state space) の基本的な考え方である (McFarland のモデルについては、McFarland, 1974; McFarland and Houston, 1981 など参照)。

有機体の反応選択はこの様な内部要因に依存するばか

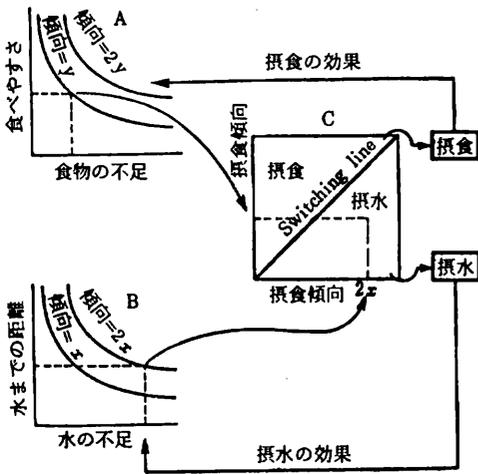


図 1 摂水と摂食の状態空間

有機体の状態は摂水と摂食の2次元空間内のある点として表現され(C)、各動因は内部要因(食物の不足、水の不足)と外部要因(食べやすさ、水までの距離)で規定される(A, B)。状態空間は反応切り替え線で分割され、有機体の状態の位置によって行動選択が決められる。そして、選択の結果は状態を示す点の移動を起こす。(渡辺, 1986 より)

りでなく、反応のコスト(自然状態では水場、餌場までの距離や飲み易さ、食べ易さなど、実験室では餌、水を得る為の反応の強化スケジュールなど)、反応切り替えのコスト(餌場、水場間の距離、餌レバーと水レバー間の距離や交替遅延時間など)の外部要因にも依存しており、両者の統合の結果として実際の行動が発現すると考えられる。

オペラント条件づけを用いた研究においては同じ種類の強化子間の選択が化スケジュールや遅延、強化量などの変化によってどの様に変化するについて多くの研究がなされているが(高橋・岩本, 1982; 伊藤, 1983; 渡辺, 1988 など参照)、異なる強化子間の選択は余り研究されてこなかった。本論文では摂水と摂食の二動因間の選択過程を分析する。

分析の手法としては始めに選択過程のモデルのコンピュータ・シミュレーションを行ない、次に実際にマウスの選択過程をオペラント箱内で検討する。

コンピュータ・シミュレーション

確率的動因レベル依存モデル: 序論で述べた様に反応選択には多くの要因が関係するが、動因強度以外は一定であるとする、ある時点での選択はその時点での動因

の強度差のみによって決定され、選択過程は動因の初期値と反応の結果による動因の低下の程度によって決定されてゆく。動因の初期値は実験開始時の被験体の動因統制条件であり、反応の結果は強化子の量に対応する。

動物にかけられる摂水、摂食統制はそれぞれの動因(Dw, Df)を生じ、各反応の選択確率(Pw, Pf)は動因の相対強度と確率的に一致するとすれば、

$$Pw = Dw / (Dw + Df) \quad \text{又は} \quad Pf = Df / (Df + Dw)$$

と記述できる。その結果、摂水を選択すれば選水の動因が、摂食を選択すれば摂食の動因が低下し、その相対的強度に従って次の選択が決定される。摂水を選択してw'の水を得たとすれば、次の摂水の選択確率は、

$$Pw = Dw - w' / (Dw - w' + Df)$$

となる。シミュレーションにあたっては摂水、摂食統制条件は初期値として与えられ、その相対値に従って選択が決定される。例えば、両方の動因が同じ制限を受けていれば、 $Dw = Df = 100$ であり、第一回目の選択で摂水が選ばれる確率は $100 / (100 + 100) = 50$ パーセントである。

反応の結果によってどの程度動因が低下するかは強化子の量に依存する。動因が10低下するとすれば、次ぎの動因で摂水が選択される確率は $90 / (90 + 100) = 47$ パーセントである。

図2はシミュレーションの結果である。相対的動因強度は1:1, 1:0.67, 1:0.195の3段階とし、図2Aにおいては最後の条件で弱い方の動因レベルが実験終了時にほぼゼロになる様に設定してある。シミュレーションの結果は発生させる乱数に依存してある程度変動するが、動因統制条件の変化にとまってより統制の厳しい方の動因に偏った選択過程を示す。つまり、動因レベルの変化によって、大雑把には選択過程の傾きの変化が生じると考えられる。

動因の相対的強度差はこの3段階のままで一方の動因レベルの絶対値が十分に低い場合、換言すれば実験中に完全に平衡状態に復帰してしまう様に初期値を設定すると図2Bで示される様な選択過程が得られる。すなわち、ある時点以降は一方の動因レベルがゼロになるので他方の反応のみが選択され続ける事になる。

逆に、実験終了後にもなお充分な動因レベルがあり、平衡状態へ復帰できない場合が図2Cに示される。この場合に各動因の初期値に比して1回の強化による動因低下が小さく、従って反応の結果がなかなか選択確率に反映されない、実験開始初頭に動因レベルの強い方の



図 2 確率的動因レベル依存モデルのコンピュータ・シミュレーションの結果。

縦軸と横軸はそれぞれ任意の動因を表し、原点から出発して縦軸動因の選択は上方向、横軸動因の選択は右方向への移動として表現される。3種類の動因統制条件が同一の図に示されている。A, B, C は初期値の設定を変えた場合の変化を示す(詳細は本文参照)。

選択が連続して生じる。この効果は両方の動因の初期値を大きくしても、1回の強化による動因の低下を小さくしても同じ様に得られる。

このモデルには、必要であれば一方の反応が一定回数

連続すると、動因レベルの如何に関わらず、他方が選択されるという条件をつける事もできる。この条件は、例えば乾燥したペレットを連続して摂取すると摂水が生じるという事に対応する。

実験

確率的動因レベル依存モデルのコンピュータ・シミュレーションにより、動因統制の条件を変化させる事によって有機体の選択過程が系統的に変化する事が予測された。そこで、マウスを実際に摂水と摂食の統制下におき、オペラント箱内で摂水、摂食の選択過程を検討した。

方法

被験体: 雄性 Balb/c マウス 5 頭を用いた。いずれも実験歴はなく、実験開始時に 7 週令であり、平均体重は 29 グラムであった。実験セッション以外は温度、湿度ともに一定に保たれた飼育室で個別ケージで飼育された。

装置: 20×16×20 cm のオペラント箱を用いた。前面パネルには天井から逆 T 字型のレバーが 2 つ取り付けられており、床からレバーまでは 4 cm、レバー間の距離は 9 cm であった。右レバーの下にはペレット・ディスペンサー(小原医科産業製)の開口部、左レバーの下にはリキッド・ディッパー(ラルフ・ガーブランド製)の開口部があり、それぞれ 20 mg のペレットと 25 mg の水を強化子として供給する。オペラント箱は木製の遮蔽箱の中に設置され、100 V 5 W の白熱電球で照明された。

なお、実験はマイクロ・コンピュータ(Apple II)によって制御された。

手続き: 各被験体は 21 時間の摂水、摂食統制下で左右のレバーに対する反応形成を行なった。

条件 1: 21 時間の摂水および摂食統制。実験終了後、3 時間から実験時間(およそ 25 分間)を引いた時間だけ自由に餌(固形飼料; オリエンタル酵母)と水が与えられる。

条件 2: 21 時間の摂食統制と 14 時間の摂水統制。

条件 3: 21 時間の摂食統制と 4 時間の摂水統制。

実験セッションは左右のレバーとも連続強化で行なわれ、いずれかのレバーで 40 強化を得るまで続けられた。一つの条件から次の条件への移行は安定した選択過程が 3 セッション連続して観察された場合に行なった。なお条件の移行順位は被験体間で無作為とした。

結果と考察

図3に個体毎に各条件の代表的な選択過程を示す。摂水制限が弱まるに従って、セッションが開始されてから摂食を連続して選択する時期があり、その後摂水、摂食の両方を選択し始めている。したがって、動因の相対的变化は選択過程の傾きの全般的変化をもたらすのではなく、セッション初頭に動因強度が強い方の反応の連続的選択をもたらす様に思われる。

しかしながら各個体のデータを詳細に検討すると、摂水統制時間が短くなるにつれて摂水の開始が遅くなると同時に選択曲線の傾きも緩やかになる傾向が見られる。これを明白にする為に、図3で両方の反応が出現し始めてからの摂食から摂水への回帰係数を示したものが表1である。マウス T3 で条件3の方が条件2より大きな値になっているが、他は摂水統制条件が緩和されるに従って回帰係数が小さくなっている。即ち、摂水動因の緩和

は摂水開始を遅らせると同時に、摂水開始後の摂水 / 摂食の選択率を変化させていることになる。

確率的動因レベル依存モデルではパラメータの値によって予測される選択過程の様相が異なるが、本実験で得

表 1 各個体の回帰係数

(回帰係数はいずれも実験開始からではなく、二種の反応の交替が始まってからのデータに基づいている。)

個 体	条 件		
	1	2	3
1	1.49	1.11	0.67
2	0.67	0.56	0.20
3	1.17	0.69	0.77
5	0.79	0.70	0.29
6	1.21	0.81	0.51

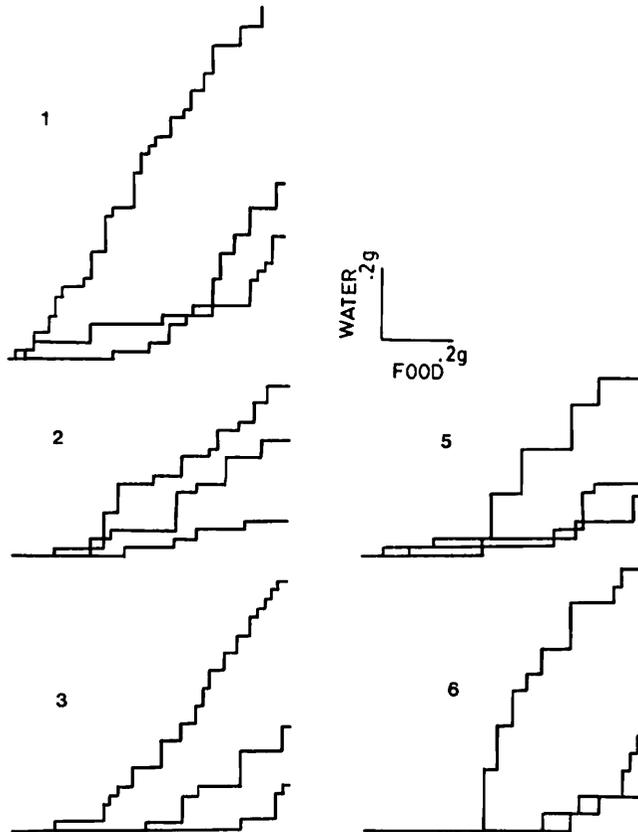


図 3 5 個体のマウスの選択行動

各動因統制条件の最終3セッションの中から任意のセッションを選んで同一の図に示してある。

られた選択過程に一致するものは、実験終了後にも十分な動因が残存する場合（図2C）である。

では、本実験の条件において実際に実験終了後に十分な動因が残存していたであろうか。一般に横軸に時間を取り、縦軸に摂取量をとった場合に、時間を十分に長くすれば摂取の曲線は負の加速を受けたものになる。つまり、その時間内に平衡状態への復帰が生じる。したがって、実験終了時に十分な動因レベルが維持されていたか否かは時間軸上での摂取量を検討する事で推定できる。

図4は図3の累積摂水反応数を時間軸上で示したものである。明かに最も弱い摂水統制条件でも負の加速は見られない。したがって、この実験条件ではセッション終了時にも十分な動因レベルが残存していたと推定でき、確率的動因レベル依存モデルによる選択過程の記述が妥当であると考えられる。

さらに、この図から明かな事は一方の選択が時間的に連続して生じている事である。本論文では摂水、摂食の

生理機構には立ち入らないが、一つの原因としては摂水、摂食の結果が動因の相対強度の変化として反応選択にフィード・バックされるには一定の遅延があると考えられる。もう一つの原因としては各反応は選択された時点で動因レベルを変化させるが、一つの強化子の量が小さすぎると考えられる。

問題点と今後の展望

これまで示してきた様に動因統制下のマウスの摂水、摂食の選択過程は各動因の相対値に確率的に一致するという極めて単純なモデルで記述できることがわかった。しかしながら、このモデルにはいくつかの問題点があるのでそれらを指摘しておきたい。

第一にこのモデルが妥当するには比較的短い時間の選択行動であるという事である。このモデルは一方の動因レベルがゼロになると、それ以降はその反応は全く選択されない。もちろん、一方の反応のみが連続して選択

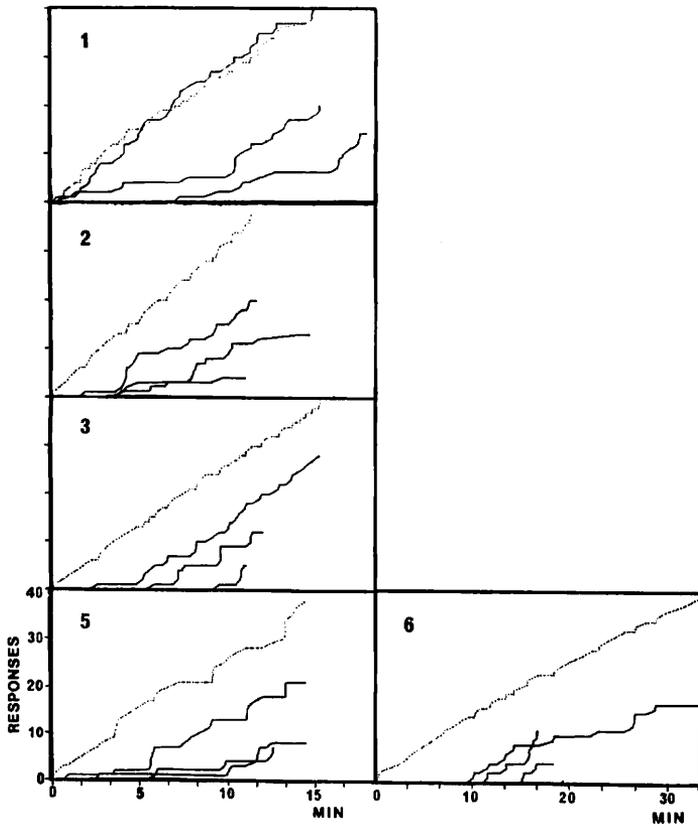


図3 マウスの摂水、摂食反応の時間的経過。

図3は選ばれたセッションでの行動を時間軸上で示した。摂食反応（点線）は条件1のみ、摂水反応（実線）は3条件での結果が示されている。

されると動因レベルに関わらず他方が選択されるという条件を追加する事は簡単であるが、問題はこのモデルが選択行動の遂行中に動因が新たに発生する事を全く考慮していない点である。

例えば、実験を 24 時間連続して行なう場面を考えれば、マウスは一旦やめてしまった反応を再度選択し始める事によって平衡状態からの逸脱と復帰を繰り返す示すはずである。平衡状態からの逸脱過程は絶えず進行しているものであって、復帰過程のみが生じるという事はあり得ない。にも関わらず、このモデルが実際の行動をシミュレートできたのは実験時間がただか 20 分程度という短い時間であるからと思われる。換言すれば、この程度の時間であれば、実験中の動因の発生過程は無視できるという事である。

第二の問題は動因間の相互作用が明白な形で反映されていない点である。一定回数の方の連続選択によって動因レベルの値に関わらず他方の反応が選択されるという付帯条件は、いわば中枢性の要因と末梢性の要因を分けた形でこの問題を解決しようとしたもので、この点については今後実験事実の蓄積が必要であると思われる。なお、行動的には摂食による摂水の促進効果が認められている (Rachlin and Krasnoff, 1983)。

第三の問題点は動因の値に関するものである。動因の初期値は統制時間の比率として与えた。この事は統制時間が同じであれば摂水でも摂食でも同じ動因強度が生じる事を仮定しており、必ずしも事実と一致しない。本実験においては条件 1 (摂水, 摂食ともに 21 時間の統制) で摂食の方が多く選択される傾向が見られ、ラットの実験でも摂食動因の方が強い事が報告されている (Fallon, Thompson and Schild, 1955; Cabanac, 1985 など)。しかし、この問題はそれぞれの動因を、

$$D = K \times H$$

とし、統制時間 (H) にそれぞれの動因の定数 (K) をかければ良く、さらにシミュレーションにおいて与える数値はその様な条件を考慮した結果として与えても良い。換言すれば、実際の選択過程によく一致する様な初期値が動物が主観的に受けている動因の強度差と考えられる。(なお、実際には動因強度は統制時間の指数関数だと推定されるので、 $D = K \times H^a$ の方が妥当であろうが、ここでの議論にとっては本質的な問題にならないので省略する。)

実際にはグラムの単位で計られる強化子による動因の低下が、統制時間に基づいて決定されている動因強度に反映される事も問題であるかも知れないが、シミュレー

ションの実行に際しては強化による動因低下はフリーパラメータであるので実際には障害にはならない。逆に、この値を極端に大きくした場合や小さくした場合のシミュレーションによって強化量の「主観的」効果を推定できる。

最後の問題はマウスの選択行動がこのモデルによってしか記述できないかという問題である。実際には本論文で述べたモデル以外に「反応切り替え帯域モデル」というものも検討した。これは McFarland のモデルに近いもので、反応切り替え帯域として Dw (又は Df) の上限と下限を想定し、Dw (または Df) が上限を越えればその動因を選択し、下限を下回れば他の動因を選択し、反応切り替え帯域内では全く偶然水準で両方の反応が選択されるというものである。

シミュレーションを行なうとこのモデルでもかなり実際の選択行動に類似した振る舞いが得られる。しかし、動因の初期値のほか上限と下限の設定が必要な事と上限と下限を離散的なものでなく連続的なものと考えれば、結局「確率的動因レベル依存モデル」に近いものになる事からこのモデルを取り上げなかった。

しかし、より単純なものが実際の行動をより良く反映していると考えるのは一つのドグマに過ぎず、同じ様に実際の行動を模倣するモデルがいくつか在った場合のモデルの評価は科学的判断の範囲を越えるかも知れない。

本論文で扱った様な選択過程の分析では実験データから実験式を求め、それに心理学的な意味を賦与してゆくというアプローチも可能であるが、今回は始めにモデルをたて、シミュレーションを行なってみた。コンピュータ・シミュレーションはパラメータの値をいろいろに変えて実行する事により、試行錯誤的に実験データとの適合を検討でき、そこから適合する場合のパラメータの値の心理学的意味を分析できる。また、シミュレーションで予測される事を実際の実験で検討する事もできる。この様にして、モデルと実際の行動との「磨り合わせ」を行なう事によってより洗練された記述モデルができると同時に行動そのものの理解も深まると思われる。

引用文献

- Cabanac, M., 1985 Influence of food and water deprivation on the behavior of the white rat foraging in a hostile environment, *Physiology and behavior*, 35, 701-709.
- Fallon, D., Thompson, D.M., and Schild, M.E. 1965 Concurrent food- and water-reinforced respond-

ing under food, water, and food-plus-water deprivation. *Psychological Reports*, 16, 1360-1311.

伊藤正人 1983 選択と採餌 大阪市立大学人文研究, 35, 48-69.

McFarland, J. D. *Motivational control systems analysis* Academic Press (London)

McFarland, J. D. and Houston, A. 1981 *Quantitative Ethology* Pitman (London)

Rachlin, H. and Krasnoff, J. 1983 Eating and drink-

ing: An economic analysis. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 39, 385-404.

高橋雅治・岩本隆茂 1982 選択行動の研究における最近の動向 心理学評論, 25, 193-230.

渡辺 茂 1986 生得的行動 小川 隆・末永俊郎(編)「行動科学」日本放送出版協会 p. 38.

渡辺 茂 1988 オペラント箱内でのハトの採餌行動 植物防疫 41, 583-587.

Appendix

