

ラットへのショ糖反復呈示による報酬予期形成と文脈手がかりの関連性

CHONGMANKHONG JILADA

ラットに高濃度のショ糖溶液を反復呈示後、同じ文脈で、突然、低濃度のショ糖濃度を呈示すると(ダウンシフト操作)、低濃度ショ糖溶液の摂取量は、その低濃度ショ糖溶液しか経験していないラットでの摂取量に比べて少なくなる。この現象は完了行動における継時的負の対比効果と呼ばれ、ダウンシフト効果ともいう。飲食物を口に入れ咀嚼し体内に取り込む摂取行動は飲食物の味覚的性質などの外的要因だけでなく、個体の味覚経験の履歴やそれに基づく飲食物の報酬価値の評価などの内的要因からも影響を受ける。また、味覚刺激の誘因価は個体の経験に基づき相対的に決定されるとも示唆されているが、完了行動における継時的負の対比パラダイムでの低濃度溶液に対する摂取行動の抑制(ダウンシフト効果)が生じるメカニズムについてはまだ不明な点が多い。本研究では、ラットは完了行動における継時的負の対比パラダイムにおいて、高濃度ショ糖の反復呈示を通じて実験文脈とショ糖報酬を連合学習し、手がかりとなる実験文脈から高濃度ショ糖という報酬が呈示されることを予期し、その予期と実際に呈示される低濃度ショ糖の齟齬がダウンシフト効果を生じさせるという行動メカニズム(手がかり想起の相対性: Cued-Recall Relativity; Papini, 2006)を仮定する。そして、「報酬予期」要因に着目するために、溶液呈示試行においてショ糖溶液の飲み口(スパウト)への接近行動を「報酬予期様行動」の操作的定義として用いて、溶液摂取量とともに接近回数を計測した。実験1では、個体のエネルギー要求性(動因)とそれに由来する摂取動機づけと報酬予期の関連性を調べることを目的とした。実験2では、完了行動における継時的負の対比パラダイムでの報酬予期を明確に計測するため、実験文脈を操作し、報酬予期様行動の時間軸上での表出過程を調べた。

実験1では個体のエネルギー状態と負の対比効果での報酬予期様行動との関係性を調べた。先行研究と同様に各試行でのショ糖溶液摂取量を分析するとともに、動物の溶液リック行動よりも時間軸上で事前に生じる行動過程である呈示溶液への接近行動を「報酬予期様行動」の行動指標として記録・分析した。ラットを制限給餌条件と自由給餌条件に分け、それぞれの群をさらに2分し、呈示ショ糖溶液の濃度低下操作(ダウンシフト:32%→4%)を経験させる群(Downshift 群)には32%ショ糖溶液を、ダウンシフトを経験させないUnshift 群には4%ショ糖溶液を実験箱にてそれぞれ一日5分間だけ10日間連続で呈示した(プレシフト期)。その後、12日間のポストシフト期では両群に4%ショ糖溶液を呈示した。Downshift 群では給餌条件にかかわらず、ダウンシフト操作後ではショ糖溶液へのリック摂取行動が有意に減少し、ダウンシフト効果は一定期間続いた。一方、自由給餌条件のDownshift 群ではダウンシフト操作前後での接近行動には相違はなく、制限給餌条件では接近回数がプレシフト基準より有意に増加した。ポストシフト期とプレシフト期は同一文脈の実験条件であったので、Post-1での接近行動がプレシフト期と同程度以上であったことは、動物は文脈を手がかりにして高濃度ショ糖を予期して接近していたと示唆された。一方、制限給餌条件のDownshift 群では飲み口へと接近するがリックはしない行動(Entry-Stop)が増加した。プレシフト期における高報酬性ショ糖の反復呈示によって味覚溶液への接近行動はダウンシフト後でも条件性反応として表出したと考えられるが、溶液を実際にリックするか否かについては、溶液の味覚的性質やその報酬価値によって決定されることが示唆された(接近行動と完了行動の乖離)。さらに、5分間を30秒間のタイムブロックに分けて、接近行動の時間構造を解析したところ、最後の1分半でEntry-Stop回数の有意な増加がみられた。Entry-Stopは、溶液摂取欲求に由来する接近動機づけと、ダウンシフトによる呈示溶液の報酬価値低下に起因する負の情動とそれに伴う摂取回避によって構成された接近-回避型コン

フリクト様行動であると想定できるが、そのコンフリクト様行動がダウンシフト操作後の低濃度溶液呈示の最終時間帯で生じたという本実験結果は、呈示された溶液濃度を知覚的に検知し、経験済みの溶液と比較する認知過程を経てから漸く負の情動が生じ、結果としてコンフリクト様回避が惹起するという「Multistage 仮説 (Flaherty, 1996)」と一致する。

実験 2 では完了行動における継時的負の対比パラダイムでの動物の認知過程である「報酬予期」を実験手続き上および時間軸上で明瞭に定義・分別できるようにするために、報酬予期の形成過程における実験環境での文脈手がかりを操作し、接近行動を分析した。自由給餌条件下のラット 2 つの条件に分け、MATCH 条件ではショ糖と対呈示する文脈手がかりはプレシフト期とポストシフト期にわたって同一とした。一方、MISMATCH 条件ではプレシフト期とポストシフト期では異なる文脈手がかりを呈示した。各条件の動物をさらに 2 群に分け、Downshift 群には 16%、Unshift 群には 2%ショ糖溶液をプレシフト期として 11 日間連続して呈示した (11 試行)。ポストシフト期の 5 日間では両群に 2%ショ糖溶液を呈示した。実験 2 では実験 1 とは異なり、ショ糖溶液を呈示する前の時間帯に視覚・聴覚・触覚上での文脈手がかりのみが呈示された文脈呈示時間帯を設け、その文脈刺激呈示開始からの最初の 1 分間の時間枠において、ラットがショ糖溶液飲み口の設置場所へと頭部を入れる (エンリーする) ことを「Premature Entry」として定義し、その回数を計測した。Premature Entry は飲み口への接近行動でもあるので、それをショ糖と文脈手がかりの連合学習による報酬予期の操作的指標とした。結果から、16%ショ糖溶液が繰り返し呈示されたプレシフト期間において、MATCH 群・MISMATCH 群の両群での Premature Entry 回数が試行を重ねるごとに増加するという傾向がみられた。16%ショ糖呈示群は 2%呈示群よりも、その傾向が顕著であったことから、プレシフト期で反復呈示されたショ糖濃度と、その報酬価値や嗜好性などの誘因価が連合学習の形成速度を左右し、高濃度ショ糖の場合はショ糖と文脈手がかりの連合学習を促進したと思われる。また、16%ショ糖溶液の反復呈示の文脈と同じ文脈でダウンシフト操作を経験した MATCH 条件での Downshift 群では、2%ショ糖溶液呈示の最初の試行 (ポスト1) と 16%ショ糖溶液が与えられた試行 (Pre-10) での報酬予期様行動が同程度であった。ダウンシフト操作とともに文脈手がかりも異なる文脈に操作された MISMATCH 条件では Premature Entry (報酬予期様行動) がほぼみられなかった。以上から、完了行動における継時的負の対比パラダイムでは、動物は実験環境での文脈を手がかりとして学習し、その手がかりから高濃度ショ糖溶液の呈示 (報酬到来) を予期していたことが示唆された。本研究の結果から、「手がかり想起の相対性: Cued-Recall Relativity」仮説 (Papini, 2006) が支持された。換言すると、プレシフト期で増加した味覚刺激への接近行動は、味覚刺激の反復呈示を経験することで生じる味覚刺激と実験文脈刺激との連合学習による条件性反応であり、その連合強度は呈示刺激の嗜好性などの誘因価によって強化されうると示唆された。

以上をまとめると、報酬としての飲食物を動物が摂取する場面では、空腹感などのエネルギー恒常性に関わる内的生理状態 (動因)、先行経験などに基づく味覚報酬性の相対的評価 (主観的味覚報酬性の認知)、さらに、それらの摂取経験と環境手がかりとの連合学習に由来する「報酬への予期」が、飲食物への接近やその摂取という完了行動に影響する要因となることが示唆された。本研究の成果をヒトへと外挿すると、ヒトが日常的にさまざまな飲食物を経験する中では、甘味への先行味覚経験に由来する負の対比効果によって、より高糖分の飲食物を希求するような行動が形成されうること、そして、その高報酬性飲食物の摂取を期待させる環境要因を学んでしまうこと、その報酬予期学習によって、高報酬刺激の摂取機会がより増えてしまうことが考えられる。そのように、高報酬性の飲食物の先行経験によって、より味覚強度が低い飲食物の摂取を行動学的に避けてしまうことで、カロリー過多となる摂食が頻発してしまい、肥満問題や食物依存性へと至っている可能性が考えられる。(行動生理学)