

ラットの採餌行動研究の動向

筑波大学大学院(博)心理学研究科 中津山 英子

筑波大学心理学系 牧野 順四郎

Studies on foraging behavior in rats: A review

Eiko Nakatsuyama and Junshiro Makino (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

The studies on foraging behavior in terms of food-carrying and food-hoarding in behavioral ecology and psychology were reviewed. In behavioral ecology, the optimal central-place foraging (CPF) models have been proposed. It was suggested that the important factors that affect food-carrying are the distance from the nest and the size of food. In psychology, food-carrying and food-storing were extensively studied as food-hoarding. The main problem was the determinants of food-storing. The importance of the psychological factors of foraging behavior was discussed.

Key words: behavioral ecology, food-carrying, foraging, hoarding, rats.

生物は常に、生命維持上必須である餌の獲得という問題に直面している。心理学において、餌を報酬として扱う学習研究はこれまでに数多くなされてきたが、餌の獲得に関して被験体として使用する動物の生活史、生態をあまり考慮せずに課題を設定したために、種々の問題を常に内包してきた。学習の生物学的制約はその一例といえる。

こうした状況を考慮して、近年行動の適応を問題とした生態学的アプローチがさかんに叫ばれている(安念・中津山・和田・藤田, 1992; Davey, 1989; 藤田・加藤・安念・増井・北岡・中津山, 1990; 藤田・安念・北岡・中津山・加藤, 1991; 藤田, 1991; Kamil & Sargent, 1981; Kamil, Krebs, & Pulliam, 1987)。藤田(1991)は、自然環境における行動を重視すること、生態学的に意味のある行動を研究すること、生態学的に意味のある状況を実験室において再現することが、これからの行動研究において必須になると提言している。近年心理学でも、このような視点のもとに採餌行動が研究され始めている。

採餌過程の中の行動には、見つけた餌をその場で摂食する行動と、その場で食べずに巣などの安全な場所へ運搬する行動がある。これらの行動は行動生

態学的には巣と餌場の往復という外的な視点から、心理学的には餌の評価や移動労力の評価という内的な視点から注目されている。本論の前半ではこの餌の運搬を含む採餌行動の生態学的研究を、後半では採餌行動の一部と考えられるホーディング行動の心理学的研究を概観し、採餌行動の中の特に餌の運搬行動に焦点をしぼり、その諸特性を探ることとする。

1. 生態学における採餌行動研究

動物が餌に出会った場合の反応には、その場で食べる反応と、その場で食べずに巣あるいは近くの隠れ場所へ運搬する反応がある。同じ質や同じ大きさの餌に出会った場合でも、餌に対する反応は餌場への移動労力などの影響を受けて変化する。採餌行動は行動生態学において盛んに研究されてきたが、ここでは、採餌者である生体を消費者とみなし、経済学的な考え方に基づいて分析されることが多い。

(1) 採餌行動研究の背景

行動生態学において多用される戦略モデル(strategy model)の基本的な考え方は、たとえば肢

の長さなどの形質値と個体の適応度(fitness:生態学では1個体あたりが産出する子の数×子の生存率を指すことが多い)の間に相関があれば、次世代では形質値の平均が変化するということである(粕谷, 1990)。

戦略モデルの一つである最適戦略(optimal strategy)モデルは、ある行動に対して最も適応度が高くなる戦略を予測しようとするものである。採餌行動や性行動の研究では、適応度の代わりに採餌量や受精率が用いられることが多い。採餌行動では、摂取エネルギー量や採餌労力が、性行動の場合では授精率などが最適解を算出するための利益(benefit)や損失(cost)として、利用され易かったためである(Kamil & Sargent, 1981; Stephens & Krebs, 1986)。

(2) 行動の最適解としての採餌

どのような生物でも、採餌、繁殖に割り当てることのできる時間、エネルギー量には限界がある。生物が様々な相反する要求に対して、資源を配分する方法はたいへん興味深い。最適採餌理論は、動物の採餌による利益と損失を算出し、利益を最大に、損失を最小にする最適解を見いだすものである。採餌をうまくこなした個体はそれだけ長く生きることができ、その結果、子を多く残すことができる、すなわち適応度が高くなると仮定する。したがって、たとえば単位時間あたりの採餌量が多い個体は適応度が高いと仮定するのである。

しかしながら、初期の最適採餌モデルは、単純すぎたようである。極端にいえば、生体は目覚めている時間すべてを採餌に割けば採餌量は最大になるはずであるが、巣づくり、巣の防衛、自身の防衛や育仔など他の様々な行動にも時間を割り当てなければならない。また初期のモデルは、遭遇した餌がすべてその場で食べられることを前提としたものが多かった。ところが遭遇した餌をその場で食べずに巣へ運搬する動物種は非常に多い。

こうした条件を考慮した上でいくつかの派生モデルが登場した。それらには餌を巣へ運搬する採餌(central place foraging)モデル、動物の採餌が危険受容型か否か(risk-prone vs. risk averse)のモデル、なわばりの大きさ(territory size)のモデルなどがある。

以下、餌を巣へ運搬する採餌(Central Place Foraging: 以下CPFと略記する)の最適モデルについて簡単に紹介する。

1. 餌を運搬する採餌—最適CPFモデル

Hamilton & Watt(1970)は、鳥がとまり木を離れ

て採餌し、一連の採餌行程を終えて再びとまり木に戻ってきて休む行動(roosting)について最初に記述した。このように巣あるいはとまり木などの一時的な避難所と採餌場所との往復や、巣へ餌を運搬を含む採餌は、初期には“避難(refuging)”と呼ばれていた。また、遭遇した餌が採られるかどうかは餌の大きさや巣からの距離の影響を受けることから、“size-distance relationship”の問題とも呼ばれていた。

巣であっても近くの避難所などであっても、餌の運搬先は同じと考えることができるので、この運搬先は中心点(central place; 以下CPと略記する)といわれるようになった。このように、採餌した餌をCPに運搬する動物をcentral place foragerという(Andersson, 1978; Orians & Pearson, 1979; Schoener, 1979)。

CPFはCP→採餌場所(パッチ)→CPという往復行程から成る(粕谷, 1990)。CPFの構成要素にはそれぞれ様々な要因が絡み合っている。たとえば、餌を採集し運搬する距離は、今その生体がいる位置に依存しており、その位置はそれまでの移動経路や、どこを採餌場所として選択したかに依存している。また、CPへ戻る頻度は、動物がそれぞれの場所で得た食物の質と量に依存している。

Pyke(1984)はCPFモデルを、①餌探索中の移動に関するモデル、②メニュー(diet)とCPからの距離に関するモデル、③距離とパッチ選択の関係、および距離とパッチ離脱規則の関係に関するモデルという3つのモデルに分類している。以下、彼の分類にしたがってCPFモデルを簡単に紹介する。

① 餌探索中の移動

Morrison(1978)は、生体がCPから一定の距離(D)内を移動してパッチを訪問する場合を検討している。Dが増加するにしたがって新しい範囲を探索する割合が上がり、同時にパッチ探索時間の期待値が下がるので、最終的にはCPからの期待距離が増大する。したがってこの場合、パッチへの各訪問コストは上がることになる。それゆえ、動物はCP付近に留まる移動規則を採用すると彼は予測した。

Bovet & Benhamou(1991)は、往路と帰路を最小にする条件で、その動物が運搬できる量、餌の密度および探索経路の範囲に依存して、最適探索経路(optimal sinuosity)が決まるとした。

② メニュー(diet)とCPからの距離

Schoener(1979)は、エネルギー摂取量が餌の大きさに比例することを前提として、運搬コストを無視

するとCPから遠い場合に運搬される最良の餌は大きくなると予測した。他方、運搬コストを考慮すると、小さい餌でも遠くから運搬されることを予測した。

Orians & Pearson(1979)は、single-prey-loader(1回の採餌行程でただ1個の餌を運搬する動物)では、CPから遠いところからは大きな餌が運ばれると予測している。彼らはまた、CPから近い餌場では小さい餌だけが、遠い場所では大きい餌だけが運搬され、中程度の距離においては、運搬される餌の大きさのばらつきが大きくなることも予測している。なお、Lessels & Stephens(1983)は、Orians & Pearson(1979)のモデルに、上記のような餌の大きさの選択がなされない臨界値以下の距離があるという修正を施している。

一方、Lima, Valone & Caraco(1985)は、採餌者自身が被捕食危険(predation risk)の下にあるという前提のもとに、餌の運搬行動が、餌が大きくなるにしたがって増加し、CPからの距離が長くなるにしたがって減少すると予測した。

③ CPからの距離とパッチ選択(patch choice)の関係、およびCPからの距離とパッチ離脱規則(patch departure rule)の関係

採餌できるパッチに資源の枯渇がない場合には、動物はCPから最も近い餌場でだけ採餌し続けるはずである。しかしながら資源が枯渇する場合には動物は複数のパッチで採餌するだろう。この場合、各パッチにおける滞在時間の配分は、パッチ選択とパッチ離脱規則の双方の影響を受けることになる。したがってCPFにおいては、パッチ選択とパッチ離脱規則とは同時に検討されるべきである。

Andersson(1978)は餌が均等に分布していることを仮定し、CPから遠い場所では単位場所あたりの探索時間が短くなると説明した。一方、パッチが1カ所しかない場合には、CPからの距離が長くなるとパッチ滞在時間と取得餌量の双方が増加することが予測できる(Charnov, 1976参照)。

Orians & Pearson(1979)は、multiple-prey-loader(1回の採餌行程で複数の餌を運搬する動物)では、パッチ滞在時間が長くなるにしたがって時間あたりの餌の運搬量(load size)が減少すると予測した。

2. 実験的研究とモデルの評価

① 餌探索中の移動

餌探索中の移動についてはほとんど実験検証がなされていないので、②のメニューとCPからの距離、③のCPからの距離とパッチ選択の関係、CPから

の距離とパッチ離脱規則の関係に関する実験研究を概観する。

② メニューとCPからの距離

Orians(1980)は、テリムクドリモドキ(*Euphagus cyanocephalus*)が、近くの餌場に比べて遠くの餌場からは、より大きな餌を運搬することを発見した。Hegner(1982)は、ハチクイ(*Merops bullockoides*)が野外においてCPから遠くなると大きい餌を運搬することを示した。

Lima et al.(1985), Lima & Valone(1986)は、ハイイロリス(*Sciurus carolinensis*)の採餌行動を観察した結果、餌の運搬は距離の変化にかかわらず餌が大きくなると増加し、餌の大きさにかかわらず距離が長くなると減少することを示した。また、Holmes(1992)によると、野外においてCPから遠くなると、ナキウサギ(*Ochotona collaris*)の餌の運搬行動は増加した。Lima et al.(1985), Lima & Valone(1986)やHolmes(1992)は野外では採餌者は常に被捕食危険下にあることに注意している。

以上はすべて野外観察あるいは野外実験であるが、Smith, Maybee & Maybee(1979)は実験室実験を行ない、CPからの距離の増加にしたがってラット(*Rattus norvegicus*)が大きい餌を巣部に運搬することを示した。

③ CPからの距離とパッチ選択の関係、およびCPからの距離とパッチ離脱規則の関係

Andersson(1981)はマミジロノビタキ(*Saxicola rubetra*)の野外観察を行なった結果、CPから遠い場所では、時間あたりの餌の探索労力(searching effort)が減少した。このことは彼が提唱した、最適な時間配分のモデルに一致する。

Hegner(1982)は、CPから遠くなると、ハチクイの餌探索時間が増加することを示した。Brook(1981; 1983)はCPから遠くなるにしたがってハシグロビタキ(*Oenanthe oenanthe*)の餌運搬量が増加することを報告している。またBryant & Turner(1982)は3種のツバメ(*Hirundinidae*; *Delichon urbica*, *Riparia riparia*, *Hirundo rusica*)を用いて、CPからの距離が増加すると運搬量が増加することを示した。Carlson & Moreno(1981; 1982)はハシグロビタキで、Kasuya(1982)はフタモンアシナガバチ(*Polistes chinensis antennalis*)で、1カ所だけパッチを設定すると運搬量は予測値と非常によく一致した。

Giraldeau & Kramer(1982)はシマリス(*Tamias striatus*)を用いて、CPからの距離が餌の運搬量に及ぼす影響を検討した。その結果シマリスの運搬量

は予測値よりも少なかった。

Killeen, Smith & Hanson (1981)は実験室でラットを用い、レバーを押して離れた場所に放出される餌を採りにいくよう訓練した。このような状況下では、ラットは一回レバーを押しては餌を食べに行くことをせず、何回かレバーを押して餌を蓄めてから食べに行くことがわかった。彼らは、レバーを一定(N)回数押すかレバー押しを一定秒(D)間やめるか、ある重さ(W)のレバーを一度押すことによって、この餌蓄めがどう変化するかを調べた。その結果、N, D, Wのいずれが増加しても蓄められる餌量が増加した。ここで彼らは、NはCPからの距離、Dは移動時間、Wは採餌労力とみなしてCPFとして検討している。

シマリスにおいて一貫して予測値よりもパッチ滞在時間が短く運搬量も少なかった(Girardeau & Kramer, 1982)という結果以外は、以上のすべての結果は、CPからの距離が長くなると運搬量は多くなり、パッチ時間滞在も長くなるという点で、Orians & Pearson (1979)のモデルによく一致している。

central place foragerはこのように、どの餌を選択するか、どのパッチを訪れるか、いつパッチを離れるか、など多くのことを決定しなければならず、CPからの距離に応じて餌の選択やパッチへの時間配分が異なることが予測される。しかし最適時間配分の予測値は、パッチの位置や餌の再生率の知識という前提に大きく左右されるので、量的検証は難しい。また、最適CPFはエネルギー摂取量が増加するとともに適応度が線型に増加することを仮定しているが、Pyke (1984)も指摘しているように、他の要因(巣の防衛; Martindale, 1982; 採餌者自身の被捕食危険; Lima et al., 1985)も見逃してはならないように思われる。

(3) 心理学的要因としての餌の評価と餌探索労力

以上のように、CPFには巣とパッチの移動、メニュー選択、パッチ選択、パッチ滞在時間など様々な要素がある。その中のメニュー選択では、どの大きさの餌が持ち帰られるかが問題になっている。遭遇した餌が運搬されるか否かの決定には、CPからの距離と餌の大きさ(餌の評価)が要因として不可欠であった。

ところで、CPからの距離や餌の相対的価値の評価には当然ながら空腹度や餌の知覚評価など心理学的要因が多分に内包されている。したがって餌の運搬行動の諸特性は心理学的観点からも検討される必要がある。

また、対象とする動物種によって考慮すべき要因が異なることにも注意が必要である。それは、たとえば同じゲッ歯類でも、多くの餌を頬袋に入れて運搬することのできるハムスターやリスと、頬袋を持たないラットやマウスでは採餌法が異なるからである。

2. 心理学における採餌行動研究

特に採餌行動として扱ってきたわけではないが、ラットが餌を巣などに貯蔵するホーディング行動(hoarding behavior)は心理学で古くから研究されてきた。ホーディングは餌を発見した場所から別の場所へ運搬する行動と、運搬先へ埋めることなどにより貯蔵する行動とから成り立っている。古くは前者が出現する要因が特に研究され、最近では後者の貯蔵場所の記憶(Jacobs, 1992a; Shettleworth, Krebs, Healy, & Thomas, 1990)が注目されている。ここではラットの、前者の餌運搬行動を中心に概観する。

(1) ホーディング行動研究の歴史と諸特性

① ホーディングの多義性と種類

ホーディング研究の歴史は古く、空腹でなくとも餌のホーディングは生起するというWolfe (1939)の報告以来、多数の研究がなされてきた。ホーディングの指す内容は上記のように、物体や特定の餌の運搬(Ross, Smith, & Woessner, 1955)や運搬した餌あるいは物体を貯蔵すること(Calhoun, 1962)の二つに分けられる。しかしながらこれまでの研究ではホーディングの指す内容が必ずしも明記されておらず、二者が混在している。

Calhoun (1962)によると、半自然場面でラットは二つのタイプのホーディングを示す。ひとつはlarder hoarding(ひとつの場所に集中して貯蔵すること)であり、もうひとつはscatter hoarding(散乱型、少しずつ多数の場所に貯蔵すること)である。さらにCalhoun (1962)は、雌ラットが特に仔が60日齢に達するまでは多くの餌を中央の貯蔵場所(larder; central deposit)から巣へ運搬し、仔の離乳を促すと報告している。

② ホーディング対象・装置・機能

ホーディング対象としては、餌(Morgan, Stellar, & Johnson, 1943)、水¹⁾(Bindra, 1947)、サッカリン水¹⁾(Wallace, 1983)、分割可能な物体と巣材

¹⁾水やサッカリン水を含んだ脱脂綿がホーディングされる。

(Wallace, 1978; Calhoun, 1962), 死体の一部 (Wallace, 1974) など多岐にわたる。

ホーディングの実験室研究で用いる装置として、ホームケージを接続した走路 (Bindra, 1948a, b; Smith, Maybee & Maybee, 1979) が多用されてきた。この装置に置かれたラットはホームケージを出て走路内を探索し、走路の端に置かれた餌をホームケージに運搬する。測度は一定時間内にホームケージに運搬された量 (ホーディング量) であることが多い。ここで、ホーディングされる場所は常にシェルター (巣などの避難所) かその近くであるという野外実験の報告 (Lore & Flannelly, 1978; Takahashi & Lore, 1980) は、ホームケージを接続した走路という装置に妥当性を与える。

しかしながら、ラットのホーディングは一時的に餌を隠す行動 (caching) なのか貯蔵行動 (storing) なのか、巣やシェルター (巣やそれ以外の隠れ場所) で摂食するためなのかは明白でないという論議 (Takahashi & Lore, 1980) もある。

③ 体重減少と空腹動機づけ、栄養的要素

食餌制限によって、ラットにとって餌の価値が上昇し、ラットはより価値ある食物をホーディングしているとされた (Bindra, 1948a, b)。ホーディング量は体重がある基準以下になると増加すると予測して実験を行った研究は多数ある (McCain, Garret, Reed, Meed & Kuenstler, 1964; Morgan, Stellar, & Johnson, 1943; Porter, Webster, & Licklider, 1950; Stellar & Morgan, 1943) もの、その効果は一致していない。

ラットのホーディングは、一定の体重以下になると生起し (Fantino & Cabanac, 1980), 餌を剥奪されると餌を、水を剥奪されると水をホーディングする (Wallace, 1982) ので、ホーディング行動は栄養上の補償作用であるとみなされた (Fantino & Cabanac, 1980)。Herberg & Stephens (1977) は、16 時間の餌剥奪スケジュール下で雄ラットのホーディング行動を測定した。その結果、餌を自由に摂取させて飲水を制限すると、体重が減少しても餌のホーディングは生起しなかった。つまり、異なる生理的欠乏による体重減少は餌のホーディングの生起因にならないばかりか、むしろ抑制因子として作用したといえる。また、雄よりも雌のホーディング量が多かったので、体重の影響はないと Coling & Herberg (1982) は結論している。しかし、de Bruin (1988) の報告によると、自由摂食条件下でのホーディング量は雌より雄が多く、餌剥奪条件下でのホーディング増加量も雌より雄で多かった。

Stephens (1982) は、離乳前に授乳時間を制限し、統制群と発育不良群を設定した。16 時間餌を剥奪したところ両群においてホーディングが生起し、不良群のホーディング量が統制群よりもわずかに少なかった。また、Winn & Herberg (1985) の報告によると、栄養価の高い餌を与えられた栄養良好群のラットの体重は増加し、餌を平常食に戻しても 5 週間は統制群よりも重かった。栄養良好群の体重を減少させると、統制群より重い体重でホーディングが生起した。このことは、ホーディングを決める基準体重が絶対的なものではないことを示している。

④ 温度

野外では、季節により採餌対象である資源量の変動が考えられる。通常冬季には資源が急減するため、秋にホーディング量が増加することが考えられる。ニホンリス (*Sciurus lis*) では秋にホーディングが増加することが報告されている (Kato, 1985)。ラットのホーディングに及ぼす温度の影響は、McCleary & Morgan (1946) 以来ほとんど検討されなかったが、Fantino & Cabanac (1984) が 5, 17, 30 度の室温下でそれを検討している。その結果、低室温下では体重減少がなくともホーディングが生じた。したがってホーディングを解発するのは栄養欠乏と気温であることが示された。

⑤ 不安 (情動) 仮説と接近一回避葛藤

ラットが巣部にホーディングするのは、巣部を安全な場所とみなしているためだと Miller & Viek (1944) は結論した。高架式走路にホームケージを接続した装置と、廊下式走路にホームケージを接続した装置とでホーディング量を比較したところ、高架式走路ではホーディング量が多かったことから、高架式走路におかれたことによる恐怖あるいは情動反応がホーディング行動を促進するとされた (Bindra 1948a, b)。しかしこのことは、高架式走路で恐怖が増加しているにもかかわらず、より多く走路部とケージとの移動が行われたことも意味している。他にも嫌悪性物質であるカダベリン (cadaverine) 餌をホーディングすることが報告されている (Montoya, Sutherland & Whishaw, 1981)。これらの事実は、接近回避葛藤の結果、ホーディングが増加することを示しており、興味深い結果である。Wallace (1984) も、ラットが餌を採りに行く反応は対象の誘因特性の影響を受けるが、復路の運搬行動は環境の嫌悪性の影響を強く受けると示唆している。

新奇場面での移動活動量などにより測定される情動反応性がホーディングに及ぼす効果も検討されている(ラットではBroadhurst, 1958, マウスではSmith & Powell, 1955; Manosevitz, 1956). 情動性について選択交配されたTHE, TLE両系統についてホーディング行動を比較したところ, 情動性が低いTLEにおけるホーディング量が多かった(中村・阿部・藤田, 1978). しかしこの実験は一方のTHE系に不向きである新奇場面で行なわれているため, 再検討する必要がある。そのため藤田(1987)は新規場面ではなく生活場面と同様の実験を行ったところ, TLE系よりもTHE系でホーディング量が多かった。またホーディングの24時間の推移を観察した結果, 最初の60分ではTLE系で, 暗期をはさんだ後の23時間後ではTHE系でホーディング量が多かった(藤田, 1987)。

また, 抗不安薬であるdiazepam投与下ではホーディングが減少する(McNamara & Whishaw, 1990)ことから, 不安はホーディング生起の決定因のひとつであることがわかる。

⑥性差

Negrão & Schmidek(1987)はホーディングの性差を検討したが, 性差はみられなかった。また, de Bruin(1988)の報告によると, 自由摂食条件下でのホーディング量は雌より雄が多い。餌剥奪条件下でのホーディング量も雌より雄が多い。ところが, 授乳期の雌と比較すると結果は逆転し, 雄よりも雌で多くなる。さらに雌においては, 生殖サイクルのうち発情期には体重, 摂食, ホーディングともに最小になることが知られている(Fantino & Brinnel, 1986)。

⑦ホーディング行動の部分系列

ホーディング実験中の行動の流れの検討は, ホーディングという行動の構造を知るために必要であるが, この検討はこれまでのところ二つしかない。Wallace(1984)は空腹群と統制群ラットによる, サッカリン水ホーディング行動の系列を検討した。その結果, 空腹群のラットでは運搬反応が摂食行動と競合するので両群のホーディング量に差異が生じることが示された。また, ホーディング量の変化にともない, object seizureやobject carriageが変化することから, ホーディング量の測定だけではわからない行動の統合過程が存在することが示唆された。また, Jones & Pinel(1990)によると, ハムスターが餌で頬袋を満たす前後の行動は探索であり, 頬袋を空にする前のホームケージでの行動は貯蔵場所の評価であ

るとされている。

Wallace(1984)によると, ホーディングには餌をつかむことや餌の運搬の有無の決定, 餌の貯蔵といった複数の要素が含まれている。このことを明確にするためにも, ホーディング行動の構造の検討は今後ますます重要となるであろう。

⑧餌以外のホーディング

食物以外の物体のホーディングを検討すると, 適当な大きさに分割できる(partible)ものと新奇なもののがホーディングされやすいことがわかっている(Wallace, 1978; 1979, Miller & Viek, 1944)。このことは, 巢材としての利用価値との関係から, 今後さらに検討されるべきであろう。

(2)ホーディング行動研究の推移

ホーディング行動の研究は, その生起因やホーディング量に影響を及ぼす要因を探ることから始まり, 空腹度や情動の効果などの内的要因が検討されてきた。

1970年代以降になると行動の生態学的視点が叫ばれ, 温度の影響(Fantino & Cabanac, 1984)など生態に関連した要因も検討されるようになった。近年, Phelps & Roberts(1989)やWhishaw & Tomie(1989)に代表されるように, 採餌行動の行動生態学的視点をふまえた餌の運搬行動の生起因の検討がなされている。

餌の運搬行動は採餌行動の一部として位置づけられ, 最近では心理学においてもCPFモデルをふまえてホーディングが検討されている。

(3)最近の採餌行動の行動研究—餌の運搬を中心に

Shettleworth(1989)によると, 心理学における最近の採餌行動研究は次に4つに分類できる。1)オペラントスケジュールなどのシミュレーションによる最適採餌理論の検証, 2)最適モデルの制約として仮定される要因の分析, 3)任意のスケジュール下での行動の最適性のテスト, 4)実験状況として半自然場面の使用がその4つである。

以下, 近年の心理学における採餌行動研究を簡単に紹介する。

①レバーから餌までの距離・労力

餌の価値に影響を及ぼす主要因として, 巢から餌場までの距離があげられる。Killeen(1974)は, レバーを押して放出される餌を採りにいくようラットに訓練した。ここで使われた装置は, 廊下型走路の一端にオペラントチェンバーを, 他端に餌放出器(food

dispenser) を接続したものであった。彼はレバーから餌皿までの距離を60, 120, 180, 240cmに変化させたところ、ラットのレバー押しは距離が長いほど多かった。つまり、距離が長いほど餌を多く蓄めることがわかった。一方 Killeen & Riggsford(1989)は走路部に坂を置いて蓄める餌量は変化しないと報告している。

また Killeen et al.(1981)は、オペラントチェンバーの中で餌を得るためにレバーを押す回数(N), レバー押しを中止する時間(D), レバーを1回押す力(W)を変化させた。その結果、ラットはN, D, Wのいずれが増加しても餌を多く蓄めた。

Smith, Maybee & Maybee(1979)は一般的な装置で、巣部から餌までの距離を4, 76, 152cmに、餌を1, 3, 6gに変化させたところ、巣部から遠い餌場からは大きな餌が運搬された。

一方 Whishaw & Tomie(1989)は巣部から餌場までの距離を106cm, 227cmにして検討したところ、餌の運搬行動の生起は距離の影響を受けなかった。同様に Phelps & Roberts(1989)は放射状迷路でプラットフォームからアーム(走路部)先端の餌場までの距離を76cmと120cmに変化させて検討したが、餌の運搬行動の有無は距離に影響されなかった。しかしアーム入り口に障害物を置いて移動時間を増加させると餌の運搬行動は減少した。

②餌の大きさ

餌の大きさの選好性(preference)と餌の大きさがホーディングに及ぼす影響については、Yoshioka(1930), Smith, Maybee & Maybee(1979)以外にほとんど検討されてこなかったが、近年数多く報告され始めた(Phelps & Roberts, 1989; Whishaw & Tomie, 1989; 中津山・藤田, 1991)。Whishaw & Tomie(1989)は、ホームケージを接続した直線廊下式走路で実験を行なった。ラットは、餌が小さいとその場で前肢を用いずに食べ、餌が中ぐらい大きさの場合、その場で前肢を用いて食べ、餌が大きいとその場で食べずに口にくわえてホームケージまで運搬した。彼らは巣部への餌の運搬をホーディングと定義し、餌の大きさに依存した餌運搬行動の増加を“新ホーディングパラダイム”と呼んだ。

Phelps & Roberts(1989)は、放射状迷路上のプラットフォームを巣部、走路部を採餌場所とみなして採餌行動を観察したところ、やはり餌の大きさに依存して餌のプラットフォームへの運搬が増加した。さらに彼らは弱空腹群と強空腹群を比較し、強空腹群において餌を運搬するがすぐには摂食しないホーディングが最も大きい餌に対してのみ生じたと

報告している。なお、彼らは Whishaw & Tomie(1989)とは異なり、餌の運搬を carrying と呼び、餌を運搬してすぐには摂食しない行動をホーディングと呼んで両者を区別している。

以上のように、餌運搬が餌の大きさに依存して増加することはこれまで数多く報告されている(Whishaw & Tomie, 1989; Phelps & Roberts, 1989; Whishaw, Nicholson, & Oddie, 1989; Whishaw, Oddie, McNamara, Harris & Perry, 1990)。しかし、餌の大きさの評価が影響しているのか、餌の摂食時間(大きい餌だと摂食に時間がかかり、採餌者の被捕食危険の増大につながる)が影響しているのかについての検討はほとんどない。しかし Whishaw(1990)によると、大きさの評価ではなく、摂食時間の評価が有力である。Jacobs(1992b)は餌の処理時間(handling time)を操作したところ、ハイイロリスが処理時間が長い場合にホーディングすることを見出した。

③餌運搬に影響する装置内特性

Phelps & Roberts(1989)は放射状迷路を用いて、餌の運搬行動を惹起する装置の特性を検討した。高架式放射状迷路に側壁をつけて廊下型に変えたと餌運搬が減少したことから、高架式装置の開放性が運搬を引き起こす要因であると論じられた。このことは Lima et al(1985)のいう被捕食危険という要因と、Bindra(1948a, b)以来心理学において長くその要因を検討されてきた不安という要因の双方から説明できるかもしれない。放射状迷路は採餌行動研究に有用な装置としてよく利用されるようになった(Illersich, Mazmanian & Roberts, 1988; Roberts & Illersich, 1989)。

④採餌距離と餌量

中津山・藤田(1991)は2, 4, 6mの長さの高架式直線走路を用いてラットの採餌行動を検討した。走路の一方の端には巣部(出発箱)、他方の端には餌場を設けた。餌場には餌が1個だけ置かれた。そのとき、4種類の餌の大きさが用意された。距離の変化にかかわらず、餌が大きくなるにしたがって、ラットの餌運搬は増加した。次に巣部から2, 4, 6m離れた3カ所の餌場に同時に同じ大きさの餌を置いた。その結果、通常は運搬されない小さな餌でも、餌場が遠くなると運搬されることがわかった。

また、中津山・牧野(1992)は同じ高架式直線走路を用いて餌量の効果を検討した。1カ所の餌場に多数の小さな餌を置くと、巣に運搬されずに餌場で摂食された。同様に、Ash & Roberts(1992)は、餌場

に1個だけ餌を置くと運搬されるが、餌場に多くの餌を置くと運搬されないと報告している。

3. まとめ

以上、ラットの餌の運搬行動の特性やそれに関与する様々な要因が概観された。

行動生態学における採餌行動研究は最適戦略の研究から始まり、多くのモデルが提出されてきた。餌を巣部に持ち帰る餌運搬を扱う最適モデルはCPFと呼ばれ盛んに検討されている。しかし、生態学では鳥類に関する研究は多いものの、餌をよく運搬する種が多いゲッ歯類におけるCPF研究は意外に少なかった。また、巣の防衛や採餌個体自身の被捕食回避といった視点からの研究は生態学でもまだ少ない。

心理学においては、初期には餌を巣部へ運搬した量(ホーディング量)に影響を及ぼす諸要因が検討されていた。しかし最近、生態学における採餌行動研究の流れをふまえて、動物が出会った餌を巣部へ運搬するか否かの決定因が検討されつつある。CPFが扱う、巣から餌場までの距離、餌の質や量、被捕食危険や空腹度といった諸要因は、これまで心理学でも扱われてきたし、また扱われるべき要因でもある。採餌する個体のこれらの心理学的要因を適切に評価する研究は必要であり、この意味で心理学からの貢献も少なくないであろう。

引用文献

- Andersson, M. 1978 Optimal foraging area: size and allocation of search effort. *Theoretical Population Biology*, **13**, 397-409.
- Andersson, M. 1981 Central place foraging in the whinchat, *Saxicola rubetra*. *Ecology*, **62**, 538-544.
- 安念保昌・中津山英子・和田由美子・藤田統 1992 Tsukuba 情動系20年間の家系図. 筑波大学心理学研究, **14**, 1-13.
- Ash, M., & Roberts, W. A. 1992 Central-place foraging by rats on the radial maze: The effects of patch size, food distribution, and travel time. *Animal Learning & Behavior*, **20**, 127-134.
- Bindra, J. D. 1947 Water hoarding in rats. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **40**, 149-156.
- Bindra, J. D. 1948a The nature of motivation for hoarding food. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **41**, 211-218.
- Bindra, J. D. 1948b What makes rats hoard? *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **41**, 379-402.
- Bovet, P., & Benhamou, S. 1991 Optimal sinuosity in central place foraging movements. *Animal Behaviour*, **42**, 57-62.
- Broadhurst, D. L. 1958 Determinants of emotionality in the rat. III: Strain differences. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **51**, 55-59.
- Brook, M. de L. 1981 How an adult wheatear (*Oenanthe oenanthe*) uses its territory when feeding nestlings. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 683-696.
- Brook, M. de L. 1983 Wheatears, Leatherjackets and comment on central place foraging. *Animal Behaviour*, **31**, 304-305.
- Bryant, D. M., & Turner, A. K. 1982 Central place foraging by swallows (Hirundinidae): The question of load size. *Animal Behaviour*, **30**, 845-856.
- Calhoun, J. B. 1962 The ecology and sociobiology of the Norway rat. (Public Health Service Publication No. 1008). Washington, DC: U.S. Government Printing Office.
- Carlson, A., & Moreno, J. 1981 Central place foraging in the wheatear, *Oenanthe oenanthe*: an experimental test. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 917-924.
- Carlson, A., & Moreno, J. 1982 The loading effect in central place foraging. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **11**, 173-173.
- Charnov, E. L. 1976 Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-136.
- Coling, J. G., & Herberg, L. J. 1982 Effect of ovarian and exogenous hormones on defended body weight, actual body weight, and the paradoxical hoarding of food by female rats. *Physiology & Behavior*, **29**, 687-691.
- Davey, G. H. 1989 Ecological Learning Theory. Routledge.
- de Bruin, J. P. 1988 Sex differences in food hoarding behavior of Long Evans rats. *Behavioural Processes*, **17**, 191-198.
- Fantino, M., & Cabanac, M. 1980 Body weight regulation with a proportional hoarding response in the rat. *Physiology & Behavior*, **24**, 939-942.
- Fantino, M., & Cabanac, M. 1984 Effect of a cold ambient temperature on the rat's food hoarding behavior. *Physiology & Behavior*, **32**, 183-190.

- Fantino, M., & Brinnel, H. 1986 Body weight set-point changes during the ovarian cycle: Experimental study of rats using hoarding behavior. *Physiology & Behavior*, **36**, 991-996.
- 藤田 統 1987 Tsukuba 情動系ラットのホーディング行動：高・低情動反応性系ラットの行動比較 (52). 日本心理学会第51回大会発表論文集, 426.
- 藤田 統・加藤 宏・安念保昌・増井誠一郎・北岡明佳・中津山英子 1990 Tsukuba 情動系ラットの野外フィールドにおける4年間の個体数の推移とそれに関連する雄の性行動. 筑波大学心理学研究, **12**, 37-45.
- 藤田 統 1991 行動研究における生態学的アプローチ行動の適応と進化－. 筑波大学心理学研究, **13**, 51-66.
- 藤田 統・安念保昌・北岡明佳・中津山英子・加藤 宏 1991 餌制限条件下での野外フィールドにおけるラットの個体数変動と諸行動についての行動比較. 上武大学経営情報学部紀要, **5**, 1-14.
- Giraldeau, L. A., & Kramer, D. L. 1982 The marginal value theorem: a quantitative test using load size variation in a central place forager, the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, **30**, 1036-1042.
- Hamilton, W. J., & Watt, K. 1970 Refuging. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 263-286.
- Hegner, R. E. 1982 Central place foraging in the white-fronted bee-eater. *Animal Behaviour*, **30**, 953-963.
- Herberg, J., & Stephens, D. N. 1977 Interaction of hunger and thirst in the motivational arousal underlying hoarding behavior in the rat. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **91**, 359-364.
- Holmes, W. G. 1991 Predation risk affects foraging behaviour of pikas: observational and experimental evidence. *Animal Behaviour*, **42**, 111-119.
- Hersich, T. J., Mazmanian, D. S., & Roberts, W. A. 1988 Foraging for covered and uncovered food on a radial maze. *Animal Learning & Behavior*, **16**, 388-394.
- Jacobs, L. F. 1992a Memory for cache locations in Merriam's kangaroos. *Animal Behaviour*, **43**, 585-593.
- Jacobs, L. F. 1992b The effect of handling time on the decision to cache by the grey squirrels. *Animal Behaviour*, **43**, 522-524.
- Jones, C. H., & Pinel, J. P. J. 1990 Linguistic analogies and behavior: the finite-state behavioral grammar of food hoarding in hamsters. *Behavioural Brain Research*, **36**, 189-197.
- Kamil, A. C., & Sargent, T. D. 1981 Foraging Behavior: ecological, ethological, and psychological approaches. Garland STMP Press, New York, New York.
- Kamil, A. C., Krebs, J. R., & Pulliam, H. R. 1987 Foraging Behavior. Plenum Press, New York, New York.
- Kasuya, E. 1982 Central place water collection in Japanese paper wasp, *Polistes chimesis antennalis*. *Animal Behaviour*, **30**, 1010-1014.
- 粕谷英一 1990 行動生態学入門 東海大学出版会
- Kato, J. 1985 Food and hoarding behavior of Japanese squirrels. *Japanese Journal of Ecology*, **35**, 13-20.
- Killeen, P. 1974 Psychological distance functions for hooded rats. *Psychological Record*, **24**, 229-235.
- Killeen, P., Smith, J. P., & Hanson, J. S. 1981 Central place foraging in *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour*, **29**, 64-70.
- Killeen, P., & Riggsford, M. 1989 Foraging by rats: Intuitions, models, data. *Behavioural Processes*, **19**, 95-105.
- Lessells, C. M., & Stephens, D. W. 1983 Central place foraging – single prey loaders again. *Animal Behaviour*, **31**, 238-243.
- Lima, S. L., Valone, T. J., & Caraco, T. 1985 Foraging-efficiency-predation risk tradeoff in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **33**, 155-165.
- Lima, S. L., & Valone, T. J. 1986 Influence of predation risk on diet selection: a simple examination in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **34**, 536-544.
- Lore, R. K., & Flannelly, K. 1978 Habitat selection and burrow construction by wild *Rattus norvegicus* in a landfill. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **92**, 888-896.
- MacCain, G., Garret, B. L., Reed, C., Mead, G., & Kuenstler, R. 1964 Effect of deprivation on hoarding of objects other than the deprived material. *Animal Behaviour*, **12**, 409-415.
- MacCleary, R. A., & Morgan, C. T. 1946 Food hoarding in rats as a function of environmental temperature. *Journal of Comparative Psychology*, **39**, 371-378.
- Manosevitz, M. 1956 Genotype, fear and hoarding.

- Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **60**, 412-416.
- Martindale, S. 1982 Nest defense and central place foraging: A model and experiment. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **10**, 85-89.
- McNamara, P. K., & Whishaw, I. Q. 1990 Blockade of hoarding in rats by diazepam: an analysis of the anxiety and object value hypotheses of hoarding. *Psychopharmacology*, **101**, 214-221.
- Miller, G. A., & Viek, P. 1944 An analysis of the rat's response to unfamiliar aspects of the hoarding situation. *Journal of Comparative Psychology*, **37**, 221-231.
- Montoya, C. P., Sutherland, R. J., & Whishaw, I. Q. 1981 Cadaverine and burying in the laboratory rat. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **18**, 118-120.
- Morgan, C. T., Steller, E., & Johnson, O. 1943 Food deprivation and hoarding in rats. *Journal of Comparative Psychology*, **35**, 275-295.
- Morrison, D. W. 1978 On the optimal place searching strategy for refuting predators. *American Naturalist*, **112**, 925-934.
- 中津山英子・藤田 統 1991 ラットの野外生活場面と実験室場面における採餌行動に及ぼす餌の大きさ・採餌距離の影響. 動物心理学研究, **41**, 53.
- 中津山英子・牧野順四郎 1992 ラットの採餌行動に及ぼす餌量の効果. 日本心理学会第56回大会発表論文集, 475.
- 中村則雄・阿部勲・藤田 統 1978 高・低情動系ラットの行動比較: 2-オープンフィールド行動と貯蔵行動-. 心理学研究, **49**, 61-69.
- Negrão, N., & Schmidek, W. R. 1987 Individual differences in the behavior of rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **101**, 107-111.
- Orians, G. H., & Pearson, N. E. 1979 On the theory of central place foraging. In *Analysis of Ecological Systems*, ed. D. J. Horn, G. R. Stairs, R. D. Mitchell, Pp.155-177. Columbus: Ohio State University Press.
- Orians, G. H. 1980 The adaptations: Foraging Behavior. In *Some adaptations of marsh-nesting blackbirds*. Ed. by Orians, G. H. Pp. 90-140.
- Porter, J. H., Webster, F. A., & Licklider, J. C. R. 1950 The influence of age and food deprivation upon the hoarding behavior of rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **44**, 300-309.
- Phelps, M. T., & Roberts, W. A. 1989 Central place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 326-338.
- Pyke, G. H. 1984 Optimal foraging theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 523-575.
- Roberts, W. A., & Illersich, T. J. 1989 Foraging on the radial maze: The role of travel time, food accessibility, and the predictability of food-location. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **15**, 275-285.
- Ross, S., Smith, W. I., & Woessner, B. L. 1955 Hoarding: An analysis of experiments and trends. *Journal of General Psychology*, **52**, 307-326.
- Schoener, T. W. 1979 Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist*, **114**, 902-914.
- Shettleworth, S. J. 1989 Animal foraging in the lab: Problems and promises. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **15**, 81-87.
- Shettleworth, S. J., Krebs, J. R., Healy, S. D., & Thomas, C. M. 1990 Spatial memory of food-storing tits (*Parus ater* and *P. atricapillus*): Comparison of storing and nonstoring tasks. *Journal of Comparative Psychology*, **104**, 71-78.
- Smith, J. P., Maybee, J. S., & Maybee, F. M. 1979 Effects of increasing distance to food and deprivation level on food hoarding in *Rattus norvegicus*. *Behavioral and Neural Biology*, **27**, 302-318.
- Smith, W. L. & Powell, E. K. 1955 The role of emotionality in hoarding. *Behaviour*, **8**, 57-62.
- Stephens, D. N. 1982 Hoarding and the defence of body weight in adult rats, following undernutrition during different periods of early development. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Comparative & Physiological Psychology*, **34**, 183-194.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. 1986 *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Stellar, E., & Morgan, C. T. 1943 The roles of experience and deprivation in the onset of hoarding behaviour in the rat. *Journal of Comparative Psychology*, **36**, 47-55.
- Takahashi, L. K., & Lore, R. K. 1980 Foraging and food hoarding of wild *Rattus norvegicus* in an urban environment. *Behavioral & Neural Biology*, **29**, 527-531.

- Wallace, R. J. 1974 Tail-hoarding in the albino rat. *Animal Behaviour*, **24**, 176-180.
- Wallace, R. J. 1978 Hoarding of inedible objects by albino rats. *Behavioural Biology*, **23**, 409-414.
- Wallace, R. J. 1979 Novelty and partibility as determinants of hoarding in the albino rat. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 549-554.
- Wallace, R. J. 1982 Studies of object retrieval by Australian bush rats (*Rattus Fuscipes waterhouse*). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **59**, 141-156.
- Wallace, R. J. 1983 Saccharin hoarding by albino rats: further evidence on incidence and object retrieval. *Journal of General Psychology*, **108**, 211-224.
- Wallace, R. J. 1984 A sequential analysis of saccharin and water hoarding by albino rats. *Journal of General Psychology*, **111**, 241-252.
- Whishaw, I. Q., Nicholson, L., & Oddie, S. D. 1989 Food-pellet size directs hoarding in rats. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **27**, 57-59.
- Whishaw, I. Q. & Tomie, J. 1989 Food-pellet size modifies the hoarding behavior of foraging rats. *Psychobiology*, **17**, 93-101.
- Whishaw, I. Q., Oddie, S. D., McNamara, P. K., Harris, T. L., & Perry, B. S. 1990 Psychophysical methods for study of sensori-motor behavior using a food-carrying (hoarding) task in rodents. *Journal of Neuroscience Methods*, **32**, 123-133.
- Whishaw, I. Q. 1990 Time estimates contribute to food handling decisions by rats: Implications for neural control of hoarding. *Psychobiology*, **18**, 460-466.
- Winn, P., & Herberg, L. J. 1985 Changes in actual versus defended body weight elicited by a varied, palatable ("supermarket") diet in rats. *Physiology & Behavior*, **35**, 683-687.
- Wolfe, J. B. 1939 An exploratory study in food-storing in rats. *Journal of Comparative Psychology*, **28**, 97-101.
- Yoshioka, J. G. 1930 Size preference of albino rats. *Journal of Genetic Psychology*, **37**, 427-430.

—1992.9.30受稿—