

DB
1251
1996
HG

ラットの採餌過程における餌への 対処行動選択の諸要因

中津山 英子

寄	贈
中津山英子氏	平成 年 月 日

目次

第1章 序論.....	1
はじめに.....	1
第1節 ホーディング行動研究.....	3
(1) ホーディング行動の多義性.....	3
(2) ホーディング行動の種類と対象.....	4
(3) ホーディング行動を規定する内的・外的要因.....	6
(4) 第1節のまとめ.....	11
第2節 行動生態学における採餌行動研究.....	13
(1) 採餌行動研究の背景.....	13
(2) 餌を運搬する種の最適採餌モデル(central place foraging).....	14
(3) 採餌理論の問題点.....	20
(4) 第2節のまとめ.....	20
第3節 心理学における採餌行動研究.....	22
(1) 行動生態学の影響.....	22
(2) 採餌行動の心理学的研究の分類.....	23
(3) 第3節のまとめ.....	27
第4節 本研究の立場と目的.....	28
(1) 餌への対処行動の選択.....	28
(2) 不安と捕食危険.....	29
(3) 本研究の立場と目的.....	31
第2章 餌への対処行動を規定する外的要因.....	33
第1節 餌の大きさと距離の影響.....	33
(1) 半自然場面における餌の大きさと巣から餌場までの 距離の影響(実験1).....	33
(2) 実験室における餌の大きさと巣部から餌場までの 距離の影響(実験2).....	47
(3) 餌場の配置の影響(実験3).....	60
(4) 第1節のまとめと考察.....	66

第2節 複数の餌への対処行動.....	69
(1) 小さな餌の個数の影響(1) (実験4)	71
(2) 小さな餌の個数の影響(2) (実験5)	79
(3) 中程度の大きさの餌の個数の影響 (実験6)	82
(4) 第2節のまとめと考察.....	88
第3節 第2章の要約と考察.....	90
第3章 餌への対処行動を規定する内的要因.....	94
第1節 空腹時の餌への対処行動.....	96
摂食動機づけの影響 (実験7)	96
第2節 餌への対処行動の性差と雌の特殊性.....	103
(1) 餌への対処行動の発達的变化 (実験8-1)	103
(2) 餌の摂食時間の発達的变化 (実験8-2)	108
(3) 妊娠・出産の影響 (実験9)	112
第3節 第3章の要約と考察.....	118
第4章 全体的考察.....	120
第1節 本研究の要約.....	120
第2節 全体的考察.....	123
(1) 餌場滞在 (餌の摂食) 時間の推定.....	123
(2) 餌場滞在 (餌の摂食) 時間の実時間評価.....	126
(3) 餌への対処行動に関する雌の特殊性.....	127
(4) 捕食危険のとらえ方と本研究の位置づけ.....	128
第3節 今後の課題.....	132
(1) 捕食危険の操作.....	132
(2) 巢外滞在時間と餌への対処行動の媒介子.....	134
文献.....	136
あとがき.....	149

第1章

序論*

はじめに

動物が常に直面する最重要課題の一つに採餌(foraging)がある。うまく採餌すること、捕食されないよう防御行動をとること、首尾良く繁殖することなどの問題は、動物が常に直面するものであり、その解決は個体の生命維持および種の保存上必須である。動物がこれらの問題にいかにかうまく対処し、いかにかうまく生きているかを明らかにすることは、動物が環境との関わりで生じる問題を解決し、環境に適応するためにどのような心的過程を利用するかを明らかにすることである。

採餌とはその名の通り餌を採ることである。動物は餌を得るために、巣からどれだけ離れた餌場へ行くか、どの餌場を選択するか、さらに、選択した餌場でどの餌を採るか、その餌に対してどのような行動をとるか、いつ餌場を離れるかなど、様々なことを決定しなければならないので、採餌行動の全体は様々な決定過程の連続といえる。動物は首尾よく餌を採ることができなければ生命を維持できないから、採餌に関するこれらの種々の決定は、動物にとって避けることのできない重要な課題である。

生命を維持する上で必須なこれらの採餌の問題が心的過程に媒介され

*序論の内容は中津山・牧野(1993)として公刊された。

表出されると考えるのは自然である。すなわち、動物は環境の何らかの刺激を知覚し、知覚した刺激のうち必要な属性に関する認知的処理を行うことで、動物自身にとってそれが意味ある刺激であるか否かを見きわめて適切な行動をとるはずである。したがって採餌行動が、生体のエネルギー消費と利益に留意する生態学的観点に加えて、環境の刺激と環境に適応した行動を媒介する心的過程を追求するという心理学的観点から研究されることには大きな意義がある。

採餌行動は、(1) 餌に出会うまでの行動と、(2) 出会った餌に対してとるべき行動の二つに大きく分けられる。本研究は(2)の方に焦点を当てる。特に、餌に出会った動物が餌をその場で食べるか、その場で食べずに巣に運搬するかという行動の選択を常に迫られていることに留意し、その選択がどのようになされ、そこに生体内外のどのような要因が関与するのかを追うことを目的とする。本論文では、餌に出会った動物がとる、“餌をその場で食べる”あるいは“その場で食べずに巣に運搬する”行動を、“餌への対処行動”と呼ぶことにする。

第1章では、第1節において、主に餌の貯蔵行動として扱われてきた心理学におけるホーディング行動の研究の問題点を指摘する。第2節において、採餌行動に関する経済学的予測を行う行動生態学的理論を概括する。第3節においては、心理学における近年の採餌行動研究の動向を概観し、最後に、第4節において本研究の目的を述べることにする。

第2、第3章においてはそれぞれ、餌への対処行動の選択に及ぼす外的、内的要因の影響に関しての実験的な検討を行い、第4章で全体的考察を加える。

第1節 ホーディング行動研究

(1)ホーディング行動の多義性

ラットが巣に物体を貯蔵するホーディング行動は、心理学において古くから研究されてきた。実験室で繁殖・維持されたラットでさえホーディングを行うというWolfe(1939)の報告は、ホーディングが生存に必須な行動であるために遺伝的に組み込まれているのだということを示した点で注目すべき価値がある。ホーディングとは餌以外の物体の運搬、貯蔵をも含む総称であるが、ここでは餌を対象とする場合を中心に、以下に研究の概略を述べる。

伝統的になされてきたホーディング研究における実験手続きは、ラットを走路に接続したホームケージに投入し、一定時間放置するというものである。その間ラットは自由に走路部とホームケージを往復し、走路部の先端に山積みしてある餌をホームケージに運搬することができる。そこで測定されるのは一定時間後にホームケージにある餌の数であり、その餌の数をホーディング量と定義してきた。

ホーディングは、巣への餌の運搬と、巣での餌の貯蔵の2つの側面からとりあげられた。実際、ホーディングには、餌の運搬という定義と(Ross, Smith, & Woessner, 1955)、運搬した餌の貯蔵という2種類の定義がある(Morgan, Stellar, & Johnson, 1943)。しかしながら、ほとんどの研究はホームケージに貯められた餌量だけを測定しており、ホーディング行動の半分しか検討していなかったことになる。餌の運搬なくしては貯蔵はあり得ないのだから、貯蔵をもたらす成分として餌の運搬行動の側にもっ

と注意が払われて然るべきであった。

ホームケージや暗く狭い箱を接続した走路という装置は、ホーディング場所が常にシェルター（巣などの避難所）かその近傍であるという野外実験の報告(Lore & Flannelly, 1978; Takahashi & Lore, 1980)から生態学的妥当性を得ている。逆に言うと、ホーディング研究は野外における地表と巣穴の関係を、走路とホームケージの関係にうまく再現したことにより成功したといえる。

(2) ホーディング行動の種類と対象

心理学におけるホーディング行動の研究を以下に概観するが、はじめにホーディングの機能と対象について、次にホーディングの生起因と、ホーディング量の増減を調節する要因を検討した研究を概括する。

①ホーディングの種類

ホーディングの実験室実験による研究はおもに貯蔵量だけを問題にしたが、屋外で行われた実験研究を大別すると、餌の貯蔵場所の分布をみたものと、餌の貯蔵期間をみたものがある。

はじめに餌の貯蔵場所についてみると、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ことが知られている。ひとつは集中型貯蔵(ひとつの場所に集中して貯蔵すること：larder hoarding)であり、もうひとつは散乱型貯蔵(少しずつ多数の場所に貯蔵すること：scatter hoarding)である。集中型貯蔵で形成された餌の貯蔵庫は、ラットが一年を通じて餌を得るための餌供給所として機能する(Calhoun, 1962)。

次に餌の貯蔵期間についてみると、一時的に餌を隠す行動(caching)と

長期間保存する貯蔵行動(storing)の2つがある。ラットのホーディングがそのいずれに相当するかは明白ではないという見解がある(Takahashi & Lore, 1980)。しかし、集中貯蔵型のホーディングで形成される貯蔵庫が餌の供給所として機能するという上記のCalhoun(1962)の報告からは、集中型貯蔵は長期貯蔵に相当することが示唆される。他方、散乱型貯蔵が一時的な貯蔵に相当するかどうかはまだわかっていない。

②ホーディングの対象

①においては餌の貯蔵だけを示したが、ラットが巣に貯蔵する対象は餌だけではない。

ラットによるホーディング対象は、餌(Morgan, Stellar, & Johnson, 1943)に限らず、綿にふくませた水(Bindra, 1947)、サッカリン水(Wallace, 1983)、木片やプラスチック片といった分割可能な物体、新奇な物体や巣材(Wallace, 1978;1979; Calhoun, 1962; Miller & Viek, 1944)、紙片(McCain, Garret, Reed, Mead & Kuenstler, 1964)、死体の一部(Wallace, 1974)、腐臭物質(cadaverine)にひたされた餌(Montoya, Sutherland & Wishaw, 1981)など多岐にわたる。

餌の貯蔵庫は年間を通じて餌の供給所として機能し、綿などに含ませた水も年間を通じて水の供給所として機能することが考えられる。餌以外の物体の貯蔵には、巣材として利用される可能性が指摘されている(Wallace, 1978;1979; Calhoun, 1962; Miller & Viek, 1944)。つまり餌の貯蔵も餌以外の物体の貯蔵も、いずれも将来利用する資源を前もって確保する行動であると考えられる。

しかしながら、もう食べる余地がない死体の一部(Wallace, 1974)のホーディングは、将来利用する資源を確保する行動であるとは考えにくく、

むしろ、ラットが好まない刺激あるいは脅威刺激に対して示す行動であると思われる。これ以降では貯蔵にだけ焦点をあてて研究された餌のホーディングに関してのみ概括するが、貯蔵に至るための運搬行動には、このように嫌悪性動機づけが関与する可能性もあることに特に注意しなければならない。

(3) ホーディング行動を規定する外的・内的要因

以下、ホーディング量の増減を調節する外的、内的要因の研究を概観する。外的要因として外気温度、実験装置の物理的特性の影響を、内的要因として空腹度、不安、性の要因の影響を概観する。

(3)-1 外的要因

①外気温度

野外では、季節変化により餌量の変動する。通常、冬期には資源が激減するため、その直前の秋にホーディング量が増加することが知られている。その代表例は、ニホンリス(*Sciurus lis*)が秋にホーディングを増加させることである(Kato, 1985)。ここでは、動物は季節変化による外気温度の変化を手がかりとすると指摘されている。

ラットのホーディングに及ぼす外気温度の影響については、McCleary & Morgan(1946)とFantino & Cabanac(1984)が実験室で検討し、室温が高い場合よりも低い場合にホーディング量が多くなることを示した。この事実は、ホーディング量の調節因として外気温度が重要な役割を果たしていることを意味している。

②実験装置の状況特性

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いわれる(Miller & Viek, 1944; Viek & Miller, 1944)。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、高架式走路においてホーディング量が多かったという報告がある(Bindra, 1948a)。この事実は、廊下式走路よりも高架式走路の危険度がより高く評価されたことを反映していると解釈された。

Wallace(1984)は、ラットが餌を採りに行く反応は餌の誘因特性（報酬性動機づけ）の影響を受けるが、復路の運搬行動は状況の危険度を含む環境の嫌悪性（嫌悪性動機づけ）の影響を強く受けると示唆している。このことは、餌に出会う環境が嫌悪的あるいは危険であればあるほど餌が巣に運搬されやすくなることを示す。同様な理由から、ラットが好む暗条件よりもラットが好まない明条件においてホーディングが多く(Stellar, Hunt, Schlosberg, & Solomon, 1953)、またホーディングにいたらない場合でも、少なくとも暗条件よりも明条件において餌を運搬する距離が長いことが確かめられている(Whishaw, Oddie, McNamara, Harris, & Perry, 1990)。Bindra(1948a)、Wallace(1984)、Miller & Viek (1944)、Viek & Miller (1944)らが指摘しているように、ラットのホーディングには、巣と巣外との安全性（危険度）の違いや、嫌悪性の違いが影響を及ぼすと考えられる。

これらの研究はいずれもホーディングという用語を用いているが、上述のように、ホーディングは餌の運搬と貯蔵とから成る。状況の嫌悪性はその両者のうち、餌の貯蔵よりも、餌を嫌悪的な場所で食べることの回避すなわち餌運搬と関連するように思われる。

(3)-2 内的要因

①体重減少と摂食動機づけ、栄養的要素

空腹が摂食に関係する最も重要な要因であることは明らかである。ホーディングは餌に関わる行動であるから、摂食動機づけの増加がホーディングに及ぼす影響を検討した研究は多数ある。

この種の研究は比較的初期に行われ、そこには、摂食動機づけ（空腹）が貯蔵の開始因なのか、貯蔵量の調節因なのかという二つの問題があった。すなわち、ラットは満腹時にはホーディングを示さないが、空腹になると初めてホーディングし始めるのか、あるいは、満腹時にもホーディングを示すが、その量が空腹度の増大によって変化するのかという問題があった。

ラットは満腹時にもホーディングを示すという Bindra (1948b) の実験結果から、上記の二つの問題のうち、空腹がホーディングの開始因であるという見解は否定された。その後、空腹度はホーディング量のほうの調節因として検討されることになった。

ホーディング量の増減についてみると、多くの研究から満腹条件下よりも空腹条件下においてホーディング量が多いことが示された (McCain, Garret, Reed, Mead & Kuenstler, 1964; Morgan, Stellar, & Johnson, 1943; Porter, Webster, & Licklider, 1950; Stellar & Morgan, 1943)。また、餌を剥奪されると餌のホーディングが (Morgan, Stellar, & Johnson, 1943)、水を剥奪されると水のホーディングが増加すること (Bindra, 1947)、一方で水の剥奪は餌のホーディングを抑制すること (Herberg & Stephens, 1977) が示された。これらの結果は、ラットは剥奪されたもの、つまり体内で欠乏して

いるものをホーディングする傾向が強くなることを示している(Wallace, 1982)。

次いで、ラットは何を手がかりに欠乏状態を知るのかが注目された。給餌制限されたラットは当然栄養が不足し、また体重も減少する。この体重減少が手がかりとなり、ホーディングが増加することが報告されている(Stephens, 1982; Winn & Herberg, 1985)。Fantino & Cabanac(1980)は、ラットのホーディング量が体重減少の比率に応じて増加することを示した。彼らによれば、失った体重が多いほど、すなわち栄養的欠乏が大きいほど、将来のための蓄えを残す動機づけが強くなるという。

一方、Bindra(1948b)は、食餌制限により体重が減少すると、ラットにとって餌の価値が上昇し、より”価値のある”餌がホーディングされると指摘している。“価値ある”という用語は擬人的だが、空腹時にこそラットは、自分にとって何らかの点で有利な餌を選択するはずだと考えるのは自然である。ホーディングに及ぼす空腹度の影響を検討した研究のうち、Bindra(1948b)の“価値ある餌”説以外はいずれも、ホーディングがラットにとって何らかの形で不足しているものを補う行動であることを示唆する。

以上の知見から、空腹はホーディングの開始因ではなく、満腹時にも生じるホーディングを増大させる調節因の一つとして機能することがわかった。

②不安

動物に喚起される不安、あるいは環境刺激への情動反応性がホーディング行動にどのように反映されるかについての検討には、二つのアプローチがあった。

一つは、生得的な情動反応性がホーディングに及ぼす影響に関する行動遺伝学的研究である。藤田(1987)は、情動反応性の高低により選択交配されたTHE系とTLE系のホーディング行動の差異を検討した。両系統が実験場面に対して示す情動反応性の違いを考慮し、24時間のホーディング行動の観察を行った結果、最初の60分(明期)では情動反応性の低いTLE系のホーディング量の方が多かったが、暗期をはさんだ23時間後のホーディング量は、情動反応性の高いTHE系の方が多いことがわかった。他に、ラットではBroadhurst(1958)、マウスではSmith & Powell(1955)、Manosevitz(1956)が、同様に情動反応性が高い系統においてホーディング量が多いこと報告をしている。

もう一つは、向精神薬投与あるいは脳損傷により生体の情動性を変化させる行動薬理的、生理心理学的研究である。たとえば、抗不安薬であるdiazepamを投与するとホーディングは減少することが報告されている(McNamara & Whishaw, 1990)。また、情動を含む情報を感覚運動系に伝える視床腹内側部を損傷すると、ホーディングは減少する(Mogenson & Wu, 1988; Roberts, Phelps, & Schacter, 1992)。これらの事実も、不安はホーディング生起を規定する要因の一つであることを意味している。

不安の増加がホーディング量を増加させるという結果は、不安が貯蔵を促進したと考えるよりも、むしろ、貯蔵をもたらす運搬行動が促進されたと考えるべきである。事実、Miller & Viek(1944)やBindra(1948a)は、ラットのホーディングが、不安を喚起する場面から不安がない(安全な)場所へ餌を運搬する行動であるという見解(security説)をとっている。

③性差

ホーディングの性差に関しては、雌が多い(Morgan, Stellar, & Johnson, 1943; Coling & Herberg, 1982)、雌と雄で同等(Negrao & Schmidek, 1987)、雄が多い(Ross, Smith, & Nienstedt, 1950; de Bruin, 1988)という三つの異なる結果が得られている。一般には、雌のほうが多くホーディングを示すという見方が大勢を占めているようだが、ホーディングの性差に関する確実な結論は今後の研究結果を待たなければならない。

また、雌においては、生殖周期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)。ホーディングは餌運搬の結果であるから、餌の運搬行動に関しても、性周期に応じた変化があるかどうか、さらに出産前と後に変化が見られるかどうかなど、今後検討すべき問題は多く残されている。

(4) 第1節のまとめ

ホーディングには餌の運搬とその結果である餌の貯蔵という二つの内容が含まれている。これまでの研究において、ホーディングの生起因およびホーディング量の増減を調節する要因として、外的には周囲の温度および装置の特性、内的には被験体の空腹度や情動性や不安などが検討されてきた。餌のホーディングに関して、餌の欠乏に備える貯蔵という解釈が常識に合致し、これが定着したため、ホーディングの研究のうち大半は餌の貯蔵量の増減だけを扱い、貯蔵をもたらす運搬行動には目を向けてこなかった。これは一つには、従来の心理学には自然生息地における動物の行動を探るという視点が不足していたためであるように思われる。

餌の運搬の決定がなされる状況は、動物が巣から外に出て餌に遭遇した状況であり、動物は生命維持のため首尾良く餌を見つけ、うまく餌を処理し、なおかつその間に動物自身が他の動物に捕食されないようにしなければならない。したがって、貯蔵のみを検討する場合でも、この採餌行動(foraging behavior)の一つの側面である餌運搬を見逃してはならない。すなわち問題の核心は、動物が餌に出会ったとき、餌をその場で食べるか巣へ運搬するかという二つの対処行動の選択を常に迫られているということにある。

一方、行動生態学で採餌行動を取り扱う場合は、文字通り生態場面において動物がどのように餌を採るかを問題にしてきた。第2節では、行動生態学において採餌行動研究がどのようになされてきたかを概観する。

第2節 行動生態学における採餌行動研究

(1)採餌行動研究の背景

行動生態学における採餌行動研究は、採餌者である生体を消費者とみなした経済学的な考え方に基づいた戦略モデル(strategy model)を基盤とすることが多い。戦略モデルの基本的な考えは、たとえば肢の長さなどの形質値の高さと個体の適応度(fitness)の高さに正の相関があれば、次世代では形質値が高くなるというものである(粕谷,1990)。

戦略モデルの一つで、行動生態学において多用される最適戦略モデル(optimal strategy model)とは、ある行動に対して最も適応度が高くなる戦略を予測するものである。適応度(子の数×生存率)に直接関わる戦略モデルは長期的戦略モデルと呼ばれる。他方、適応度の代わりに採餌量や受精率を扱う最適採餌行動や最適性行動のモデルは短期的な戦略モデルと呼ばれる。採餌行動では、摂取エネルギー量と採餌労力が、性行動の場合では受精率や受精に至る労力が、短期的な意味での最適解を算出するための利益(benefit)や損失(cost)として利用される(Kamil & Sargent, 1981; Stephens & Krebs, 1986)。

短期的な最適解と長期的な最適解は厳密には分離されなければならないが、短期的に最適な行動をとるほど個体の生存率が上昇することは確実なので、短期的な最適解は少なくとも長期的な最適性につながるとみなされている。ただし、行動生態学における行動の最適解は利益と損失から算出されるものであり、そこには動物の動機づけや情動などの心理学的要素はまったく含まれていないことに注意しなければならない。

(2) 餌を運搬する種の最適採餌モデル(central place foraging)

どのような生物でも、採餌や繁殖に割り当てることのできる時間と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非常に興味深い。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、損失を最小にしようとする二つの要求の妥協点に関して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。例えば、採餌者は餌場の分布や餌の密度、餌の質などすべてを熟知している全知全能者であることが前提とされるモデルもあった。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するものも多かった。ところが実際には、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。このため、これらの不自然な仮定を改善したいくつかの派生モデルが登場するに至った。派生モデルには、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 aversive)のモデル、なわばりの大きさ(territory size)のモデルなどがある。

ラットがホーディングを行う動物種、つまり餌を巣へ運搬する種であることは前節で述べた。本研究は、ラットが見つけた餌をその場で食べるかその場で食べずに運搬するかという行動を扱うので、餌の運搬を含

む採餌の最適モデルと直接的に関係する。以下、餌を巣へ運搬する採餌 (central place foraging : 以下 C P F と略記する) の最適モデルについて簡単に紹介する。

Hamilton & Watt(1970)は、とまり木を離れた鳥が餌場で餌を採り、餌を運んでとまり木に戻って休む行動(roosting)について最初に報告した。餌運搬を繰り返し、避難所と採餌場所との間を往復するこうした採餌形態は、初期には”避難(refuging)”と呼ばれた。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”とも呼ばれた。

ここで注目すべきことは、餌の運搬先が“避難所(refuge)”と呼ばれ、当初から餌の運搬は安全な摂食場所への移動のためになされると定義されていたことである(Andersson, 1978)。行動生態学は、運搬と貯蔵が同義ではなく、運搬とはそもそも摂食場所を移動する機能であることに早くから着目していたのである。巣などの運搬先は餌場との往復の拠点となるので、中心点(central place;以下 C P と略記する)と呼ばれる。採餌した餌を C P に運搬する動物を、餌を巣に持ち帰る採餌者(central place forager)というのはこのためである(Andersson, 1978; Orians & Pearson, 1979; Schoener, 1979)。

C P F は C P → 餌場 → C P という往復行程から成る(粕谷,1990)。そのうち、餌を採集し C P へ運搬する距離は、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、C P 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すると考えられている。

Pyke(1984)は C P F モデルを、①餌探索中の移動に関するモデル、②餌 (diet) 選択と C P からの距離に関するモデル、③距離と餌場選択の関係、

および距離と餌場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C P Fモデルの予測と実験的検証を簡単に紹介する。

①餌探索中の移動

Morrison(1978)は、生体がC Pから一定の距離内を移動して餌場を訪問する場合を理論的に検討している。C Pからの距離が増加するにしたがって動物が新しい範囲を探索する割合が上がり、餌場への各訪問コストは上がることになる。それゆえ、動物はC P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、往復距離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範囲に依存して、最適探索経路(optimal sinuosity)が決まるとした。しかし、Morrison(1978)とBovet & Benhamou(1991)の予測についての実験検証はほとんどなされていない。

②餌(diet)選択とC P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、運搬コストを無視した場合にC Pから遠い場所から運搬される最良の餌が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は運搬されることを予測した。Orians(1980)は、テリムクドリモドキ(*Euphagus cyanocephalus*)が、C Pに近い餌場よりも遠い餌場から、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C Pから遠くなると大きい餌を運搬することを示した。

Orians & Pearson(1979)は、1回の採餌行程でただ1個の餌を運搬する

動物(single-prey-loader)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は一定ではなくなり、個体によって異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、採る餌の大きさの選好がみられないような距離があるという修正を施している。

採餌行動研究においては当初から、餌の運搬は”摂食場所を餌場以外の避難所へ移す”ためだと指摘されてきた。それならば、なぜ、何から、避難しなければならないのかという疑問が生じる。Lima, Valone, & Caraco(1985)の予測と実験的検討はこの疑問に積極的に答え、採餌者自身が常に他の動物から捕食される危険にさらされていること(predation risk)を強調した点で注目すべき価値がある。彼らによれば、採餌者が巣の外にいて餌を食べ続けることは、それだけ採餌者自身が他の捕食者に狙われる潜在的な危険が増すので、捕食危険の増加を防ぐために餌運搬がなされるというのである。彼らはさらに、採餌者が巣から遠くまで移動するとそれだけ外にいる時間、すなわち捕食者に身をさらす時間が長くなるので、CPから遠い場所では有益な餌の選択率が低下すると指摘したのである。

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、餌の運搬は距離にかかわらず餌が大きくなると増加するが、一方、距離が長くなると餌の大きさにかかわらず減少することを示した。Holmes(1991)によると、野外においてナキウサギ(*Ochotona collaris*)は巣から遠くよりも近くで採餌する傾向があった。これらは、採餌者が巣の外に長く身をさらさないような行動を選択

し、捕食者が現われたときにすぐに巣へ逃走できる範囲内にいるという点で、Lima et al.(1985)の予測に一致するものである。

③C Pからの距離と餌場選択(patch choice)の関係、およびC Pからの距離と餌場離脱規則(patch departure rule)の関係

採餌できる餌場に資源の枯渇がない場合には、動物はC Pから最も近い餌場でだけ採餌し続ける。しかし、資源が枯渇する場合には、動物は複数の餌場で採餌しなければならない。この場合、各餌場における滞在時間の配分は、餌場選択と餌場離脱規則の双方の影響を受けることになる。したがってC P Fにおいては、餌場選択と餌場離脱規則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、C P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予測した。一方、餌場が1カ所しかない場合には、C Pからの距離が長くなると餌場滞在時間と採餌量の双方が増加すると予測されている(Charnov,1976)。また、Orians & Pearson(1979)は、1回の採餌行程で複数の餌を運搬する動物(multiple-prey-loader)では、餌場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。

Andersson(1981)は、マミジロノビタキ(*Saxicora rubatra*)の単位場所あたりの探索時間がC Pから遠い場所では短くなることを報告した。これは彼自身による最適な時間配分モデル(Andersson, 1978)に一致した。

Hegner(1982)は、C Pから遠くなると、ハチクイ(*Merops bullockoides*)の餌探索時間が増加することを示した。Brook(1981;1983)はC P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(*Delichon*

urbia, *Riparia riparia*, *Hirundo rustica*)を用いて、C P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カ所だけ餌場を設定して検討したところ、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、C Pからの距離が餌場滞在時間と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。

シマリスにおいて、予測値よりも餌場滞在時間が一貫して短く、運搬量も少なかった(Giraldeau & Kramer, 1982)という研究結果を除けば、以上のすべての結果は、C Pからの距離が長くなると運搬量は多くなり、餌場滞在時間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。

以上のように餌を巣に運搬する採餌者はどの餌場を訪れるか、どの餌を選択するか、いつ餌場を離れるか、など多くのことを決定しなければならず、C Pからの距離に応じて餌場と餌の選択や餌場への時間配分を変えることが予測される。しかし、最適時間配分の予測値は餌場の位置や餌の涸渇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。C P Fモデルは、採餌量の増加に比例して適応度が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、巣の防衛(Martindale, 1982)や採餌者自身の被捕食危険(Lima et al., 1985)という要因も見逃してはならないように思われる。すなわち、適応度をあげるためには、採餌効率を表す単位時間あたりの採餌量を最大化すればよいが、一方で採餌者自身の生命の危機にかかわる捕食危険を最小化する必要もあることを見逃してはならない。

(3)採餌理論の問題点

餌を巣へ持ち帰る採餌には、巣と餌場の移動、餌選択、餌場選択、餌場滞在時間など様々な過程があり、動物はこれらを総合的に考慮しながら採餌を遂行しなければならない。このことは、動物は採餌中に想像以上に多くの事項に関して“意志決定”を行っていることを意味する。

C P F モデルは、餌を運搬する動物種を扱うものであるが、彼らは、出会ったすべての餌を運搬しているわけではない。餌を運搬する動物は明らかに巣からの距離に応じて、運搬する餌の大きさを変えている。さらに、運搬する動物種が餌に対してとる行動は、運搬行動だけではない。たとえばラットは餌を運搬する種であることは確かだが、巣の外で餌を食べることも多い。つまり動物の採餌には、巣と餌場の往復の移動、運搬、餌場選択といった側面の他に、餌をその場で食べるか運搬するかという餌への対処行動の選択という側面があり、むしろこれが採餌行動の直接的な成分である。実際に餌に出会った動物がどのように餌を扱うか、そしてその対処行動の選択をになう心的過程の役割について、これらの生態学的モデルは何の言及もしていないが、出会った餌への対処行動の選択は心理学的問題そのものといえる。

(4) 第2節のまとめ

生態学における採餌行動研究は、動物の餌運搬が貯蔵のためだけでなく、自身あるいは仔の摂食のためにもなされるという見方を提供する。さらに、餌を見つけた場所でなく巣あるいは避難所へ運搬するのはなぜかという問いについては、採餌者自身が捕食対象となる危険の増加を防

ぐためであるという考えをも提供する。捕食危険の最小化と採餌量の最大化とのバランスをうまくとることによって、適応度を高めるというのが近年の採餌理論の骨子である。つまり採餌理論は、動物の餌への対処行動の一つである餌の運搬行動に関して、一つの機能的な説明を提供しているといえる。

その一方で、これまで見てきたように採餌には、餌の探索のための巣からの出発、移動経路の決定、餌場の探索と餌場の決定、そこにある物体の知覚、それが餌であることの認知、餌をそこで食べるか運搬するかを選択、餌場をいつ離れるかの決定など、多くの心的作業が含まれている。餌への対処行動の選択がどのようになされるのかの検討には重要な意義がある。したがって、採餌行動のように動物の生命維持に直接かわる行動に関して、行動がなぜそう行われるかを問うためには個体の適応と種の保存を含む広い観点からの生態学的研究が必要であり、同時にまた、行動の選択という心的過程に関する心理学的研究がなされなければならない。

第3節 心理学における採餌行動研究

(1) 行動生態学の影響

心理学におけるホーディング（貯蔵）行動研究には、生態学におけるような採餌行動の観点が欠けていた。動物が巣を出て餌場に移動し、餌を採り、巣に戻り、戻った直後に餌を食べる場合もあれば、貯蔵に至ることもあるというように、餌を採る行動全体をまるごと扱う“採餌”という生態学的視点を取り入れないと、特に生命維持にかかわる基本的な行動に関して心理学的研究の意義が不足することは明らかである。近年、心理学において生態学的視点を導入した研究が出始めているので、本節で紹介する。

Lea (1981) と Staddon (1980) は、自然生活場面において採餌するために重要であるのと同じメカニズムが、実験室で餌を得るためにとる行動の背後にあると述べている。餌を得るための行動であれば、特定のオペラントスケジュールに対する行動でも、迷路上の行動でも同様に、自然場面で重要である採餌メカニズムが働いていると考えるべきだというのが、近年の心理学における考え方である。

報酬を得るための行動が採餌行動の観点からの再解釈により合理的に説明される場合もあり、また生態学において説明できない現象が心理学的解釈により合理的に説明される場合もある。このような相補関係があるため、心理学において採餌行動研究が盛んになったと考えることができる。生態学的観点は、個体の採餌が基本的には個体が属する種と生態学的地位(Ecological niche)に規定され、自然生息地においてどのような採餌行動を採用するに至ったかを示唆するものである。この意味で生態学

的観点を考慮した心理学研究は一層の奥行きを得るといえる。

(2) 採餌行動の心理学的研究の分類

Shettleworth (1989)によると心理学における採餌行動研究は、大きくわけて次の5種類に分類できる。最適採餌モデルの検証、最適モデルにおける制約要因の洗練、オペラント行動の最適性テスト、より現実的な実験状況の使用、新しい種類の学習がそれである。

①最適採餌モデルの検証

採餌に関して最もポピュラーな心理学的研究は、最適採餌理論を検証するための実験室シミュレーションである。Lea(1979)のような初期のオペラントシミュレーションは、適切なデザインの強化スケジュールにおいて、自然状況と同様の現象が得られるかどうかを単純に目的とした。その結果、両者はほぼ同じとみなされ、最適採餌理論の検証手段として盛んに強化スケジュールが用いられるようになった(Kamil & Yoerge, 1982; Pulliam, 1981; Schoener, 1987)。

本研究で焦点を当てた巣への餌運搬行動の選択は、心理学においてはC P Fの検証という形で、以下にあげる2研究を発端として登場した。Smith, Maybee, & Maybee(1979)は実験室実験を行ない、C Pからの距離が増大すると、ラット(*Rattus norvegicus*)がより大きい餌を選択して巣部に運搬することを示した。彼らの研究はホーディングを貯蔵としてではなく餌の運搬行動として扱い、採餌の視点を考慮した最初の研究であった。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行くよう訓練するという方法を

選択した。レバー押しをやめる時間、レバー押しの回数、重さのいずれが増加しても、レバーを押してから餌を採りに行くまでにフードマガジンに蓄められる餌量が増加した。彼らは、レバーを押す回数はC Pからの距離、レバー押しをやめる時間を、それぞれ移動時間、レバーの重さは採餌労力とみなしてC P Fとして検討している。

②最適モデルにおける制約要因の洗練

初期の最適モデルの基本前提には、採餌者がおよそ生体らしくないような前提が含まれていた。たとえば、採餌者は餌の分布をすべて知っている、餌のタイプを即座に理解する、など、現実にはありえないことが多かった。しかし近年では、現実的な前提を与えて採餌者の行動をよりよく説明する試みがなされ始めており、より現実的な制約と特殊な制約をうまく融合してモデルに導入することは、最適採餌理論を心理学的に、あるいは生態学的に支える必要不可欠な部分になっている(Cheverton, Kacelnik, & Krebs, 1985)。したがって、行動の機能的、因果的説明は、行動生態学的研究と心理学的研究の相互作用によってなされるようになりつつある。実際、新しい最適採餌理論は、弁別、測時、計数といった心理学的概念を取り入れ始めている(Houston, & McNamara, 1985; Lucas, 1987)。

一方、最適採餌理論の考え方は、研究者を新しい行動メカニズムの解明にかきたてた(Shettleworth, 1987)。たとえば時間の限界、いくなれば巣と餌場の一往復をこなすだけの採餌時間の見通しが、動物の採餌行動の一因となっていることが着目されるようになった。この変数がオペラントスケジュールでの反応にいかに関与するかについては、Timberlake, Gawley, & Lucas(1987)が考察している。

③オペラント行動の最適性テスト

動物が最適に採餌を行うよう進化してきたなら、また、実験室で餌を得るために動いている動物がそれを反映して採餌しているといえるのであれば、任意のスケジュール上で彼らが最適に行動しているかどうか問うことは合理的である。最適に行動することとは、被験体が与えられた強化スケジュールにしたがうことによって最大の強化（餌）を得ることである。たとえば、並立VIスケジュール上で相対的強化へのマッチングによって、強化率が最大化されるかどうかを検討する研究はその例である(Commons, Herrnstein, & Rachlin, 1982)。

この種の研究は“実験室での強化の最大化は野生における適応度の最大化と同等である”という仮定に基づいていた。しかしながら、最適に採餌する動物にとっては、その種にとっての自然環境で最適な結果を生むような方法で反応することが必要なだけかもしれない。動物は自然環境下において餌の大きさや、前回餌を得てからの時間といった刺激に対して単純に反応しているだけかもしれない。これらは採餌理論においては経験則と呼ばれるが、動物は実験室場面においても、そこで必要とされる刺激に単純に反応している可能性がある(Houston, 1987)。

④より現実的な実験状況の使用

“動物の心理学研究は生態学的に妥当であるべきである”という考え方は、次の二点に対応するために生じたとも言える。一つは、一般学習理論(general process learning theory)が、ヒトの行動の多くを説明しないことであり、もう一つは、一般学習理論が動物の自然な状況での行動をよく説明しないことである。

上述のように学習や選択行動の研究による知見は最適モデルの予測に利用されてきたし、最適モデルが学習や選択行動の研究に利用されてもきた。心理学と行動生態学のこのような相補関係は、行動のメカニズムによるアプローチと機能によるアプローチの統合として重要である。

より現実的な状況を設定するアプローチは、半自然条件での伝統的問題の研究を可能にした。たとえば交替反応遅延(changeover delay)は、オペラントチャンバーにおけるキーの間の“移動”にとってかわられた(Baum, 1982)。オペラントチャンバーにおけるスケジュール反応は広い空間を走り回ることによってかわられ(Mellgren, 1982)、押す部分としての平凡なキーは自然状況での餌の写真にかえられた(Kamil, Peters, & Lindstrom, 1982)。

⑤新しい種類の学習

野生の採餌行動の観察から、動物は、それまで見逃されていた高度な認知処理を行なっていることが示され、それが実験的に分析されるようになってきた。たとえば、餌を貯蔵する鳥の貯蔵場所の記憶研究(Sherry, 1987)、餌のイメージ形成(Guilford & Dawkins, 1987)、採餌の観察学習(Galef, 1985; Lefebvre & Palameta, 1988)、まずい餌の回避(Roper & Wistow, 1986)がある。この種の研究から、野外での行動を支配する原理は実験室ですでに分析されている記憶や学習にもとづくが、例えば学習の場合何が報酬となるかという変数が異なるだけであると結論された(Lea, 1981)。

(3) 第3節のまとめ

Shettleworth(1989)は、採餌行動に関する心理学的研究を、(1)最適採餌モデルの検証、(2)最適採餌モデルにおける制約要因の洗練、(3)オペラント行動の最適性テスト、(4)より現実的な状況の使用、(5)新しい種類の学習、の5つに分類し考察した。その上で、実験室で餌を得るための行動を“採餌”とみなした場合に最も生産的な研究方略は、ある状況におけるパフォーマンスの最適モデルと心理学モデルを並置し、その予測を比較し、差異を検討しようとするものであると彼女は述べている。このやり方でもっとも成功した例は、餌場の涸渇率の選択に関する研究である。動物は、餌が常に一定量ある餌場と餌の量変動する餌場のうち、前者を常に選択することが示されている。

上記の5つのうち、最適理論の検証、任意のスケジュール上の最適性のテスト、新しい種類の学習についてはさかんに検討されており、前の二点についてShettleworth(1989)は理想的な研究法を提言している。一方、より現実的な状況の使用、制約要因の洗練に関しては検討の余地がある。Shettleworth (1989)が指摘しているように、たとえば餌を待つ時間という変数にしても、ハトはオペラントチャンバーでただ待ち続けるよりは、種子を覆う殻をこわすことで時間を過ごすことを選好する。このように、同じ時間という変数でも、実験事態の設定によって異なる意味を持つ。したがって、採餌のための移動時間は単なる待ち時間として考えるのではなく、実際に被験体の移動をともなう実験状況を設定して動物の行動を検討する必要がある。そうしないと実験室内外に共通な、行動の支配原理を確かめる手がかりさえも得られないだろう。

第4節 本研究の立場と目的

(1) 餌への対処行動の選択

第3節で述べた採餌行動の分類はShettleworth(1989)に従うものである。彼女の5つの分類は、採餌に関する心理学的研究が生態学的理論の検証にとどまらず、採餌行動に利用される新しい種類の学習の発見や、より現実的な実験場面の設定など、多くのことを提供することを示した。しかし残念ながらShettleworth(1989)の分類には、餌に出会った動物が餌をその場で食べるか運搬するかという、餌への対処行動選択の問題は含まれていなかった。餌への対処行動のいずれを選択するかという過程はまさに心理学が扱うべき意志決定過程であるにもかかわらず、心理学においてほとんど取り上げられてこなかったのである。

第1節において概観したように、ホーディングは運搬と貯蔵から成るものだが、そのうち貯蔵だけが注目され、貯蔵をもたらず運搬行動には目を向けられなかった。しかし、貯蔵量は単純に採餌に出て行く頻度の変化を反映するのか、それに加えて餌に出会ったときに示す対処行動（餌をその場で食べるか、食べずに運搬するか）の選択基準の変化を反映するのかは明らかではない。したがって貯蔵量を検討する場合であっても、餌への対処行動としての運搬行動にはもっと目が向けられるべきであったように思われる。

餌に出会った動物は、餌をその場で食べるか、その場で食べずに運搬するかのいずれかの行動選択を常に迫られている。餌への対処行動の選択は、ラットが巣から出て周囲を探索しつつ移動し、餌を見つけた場所

でその餌をどう扱うのかを決定した後、それを実行して巣に戻るという一連の採餌行動系列の最重要部分であることを留意する必要がある。

動物は餌なしには生命を維持できないのだから、餌に遭遇したラットが示す対処行動の選択が適応的意義を持つことは明らかである。ある環境において特定の刺激を餌として認知し、食べるか運搬するかの行動へ導く心的過程の理解は、動物行動の適応的機能を考える際に重要な意味を持つ。

(2) 不安と捕食危険

本研究では、採餌行動におけるラットの餌への対処行動の選択を中心的問題とするが、その際、採餌環境、特に巣外環境の性質に留意する。ホーディング研究において、環境の安全性の評価が重要であることが指摘されたことはすでに述べた(Bindra, 1948a; Miller & Vick, 1944; Vick & Miller, 1944)。このことは、巣の内部と外部が安全か危険かという差異がホーディングを調節するという事実に基づくものであった。餌の運搬行動は、結果として巣外から巣内へ摂食場所の移動をもたらすことを考慮すると、巣の外の安全性の評価は餌の貯蔵よりもむしろ運搬行動のほうに関係すると考える方が合理的である。

Bindra(1948a)は安全性(security)という語を用いたが、巣の外部と内部の安全性の差異は、裏返せば動物の内部で喚起される不安の差異を意味している。ラットが明らかに暗くて狭い場所を選好し、覆いのない明るい開けた場所(オープンスペース/オープンフィールド)では不安を中心とする情動反応を多発させ、それを回避する傾向があることは広く知られている(Ader & Belfer, 1962; Eilam & Golani, 1989; 1990; 藤田, 1975;

Suarez & Gallup, 1981; Welker, 1957;1959; Zanglossi & File, 1992)。それは、オープンフィールドにおける排泄を中心に、Hall(1934)以来長年にわたって心理学が行ってきた情動性研究の基礎となっている。したがって、Bindra(1948a)の安全性の概念は、ラットの餌運搬の生起に巢外のオープンスペースが喚起する不安が関係していることを示唆すると言い換えてもよい。

巢外のオープンスペースがなぜラットに不安を喚起するのかについて、最も説得力のある説明は、捕食危険(predation risk)の概念であろう。Fanselow & Lester (1988)は、動物に喚起される不安が捕食危険の知覚により生じるとし、危険の程度に応じて動物の行動が変化することを示唆した。対捕食者距離が非常に近く、捕食危険の知覚により生ずる不安が非常に強いとき、たとえばラットの採餌場所にネコがいる場合には、ラットは採餌行動を延期して、その後数時間にわたって採餌を行わないことが報告されている(Blanchard & Blanchard, 1989)。同様に、Whishaw & Dringenberg(1991)は、ネコの匂いを提示しただけでラットが採餌を中止することを報告している。しかし重要なのは、オープンフィールドやランウェイの情動性研究から明らかなように、ラットが実際には捕食者が存在していなくともオープンスペースに身をさらすことに対して顕著な不安の兆候を示すという事実である。この事実は、彼らが潜在的な捕食危険を知覚するメカニズムを生得的に備えていることを示唆する。このことは、ラットが常に他の動物の食糧源となっている生態学的地位を考えれば当然である。

(3) 本研究の立場と目的

近年、実験室でみられる行動でも、それは自然場面における適応度にかかわるものであるために、遺伝的に残されてきたとする生態学的アプローチが強くなってきた(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, 1990; Kamil & Sargent, 1981; Kamil, Krebs, & Pulliam, 1987)。本研究は生態学的アプローチの立場を背景に、生体に必須な基本的行動である採餌行動に注目する。

動物にとって最も重要な事項は個体の維持と種の保存であるが、個体の維持には首尾よく餌を採ることと、個体自身が捕食されないために防御的に振舞うことが必須であり、同時に種の保存のための繁殖行動を行わなければならない。個体の生命維持なくしては種の保存は成り立たないから、採餌は何よりも優先されなければならない重要事項であり、各動物種がそれぞれの採餌環境の中で独特な様式を進化させてきたものである。

採餌を行う個体はまず巣穴から外へ出て周囲を探索し、餌場を選択する。そして発見した餌をその場で食べるか、その場で食べずに巣へ運搬するかという対処行動の選択を行わなければならない。餌への対処行動のうち、餌場で食べる行動の選択は摂食動機づけの即時的充足をもたらすが、結果として採餌個体は潜在的に捕食者に身をさらすことになり、捕食危険を伴う。一方、餌を餌場で食べずに巣へ持ち帰ることは帰巢による不安解消をもたらすが、摂食動機づけ充足の遅延をもたらす。採餌個体が餌の発見と同時に行わなければならないこの対処行動の選択は、異なる動機づけ間の競合を解決した結果であると考えられる。本研究は、

餌への対処行動に及ぼす餌の大きさや数などの外的要因と、ラットの空腹度や発達という内的要因の影響を検討することによって、ラットが餌への対処行動に際して何を最も重要視し、どのような心的作業を行うのかを探ることを目的として行われたものである。

第2章

餌への対処行動を規定する外的要因

餌への対処行動の選択は、大きくわけて2つの要因により影響される。1つは餌の大きさ、巣からの距離、餌の散らばり、外敵の存在などの外的要因であり、もう1つは空腹度や年齢、性といった内的要因である。前者は行動生態学における最適採餌理論の中で中心的に扱われてきた要因であり、これについては第1章第2節で既に述べた。

本章では餌への対処行動に関する外的要因をとりあげる。中でも、行動生態学で最もよくとりあげられてきた、餌の大きさと巣から餌場までの距離という2大要因の影響を検討する。

第1節 餌の大きさと距離の影響

(1) 半自然場面における餌の大きさと巣から餌場までの距離の影響

(実験1) *

餌への対処行動の選択に、餌の大きさと巣から餌場までの距離が強く影響を及ぼすことは容易に予測できる。行動生態学における採餌理論ではこの2大要因は重要な位置を占めており、C P Fモデルによれば、動物が様々な大きさの餌に対して示す行動は巣から餌場までの距離に応じ

*実験1、2はNakatsuyama & Fujita (1995)として公刊された。

て変化するとされている。それは、大きな餌を選択することは時間あたりの採餌量を最大にする点で有用であるが、遠くからの餌運搬には運搬にかかるコストが大きくなる点で損失を伴うからである。近年では、これに採餌個体自身の捕食危険を加味したモデルが登場した。そのモデルにおいてLima et al.(1985)は、採餌者は採餌量による利益と運搬コストだけによる単純なメカニズムに支配されるわけではなく、採餌量の最大化および運搬コストと捕食危険のバランスをうまくとって採餌を行うことを仮定した。彼らは、第一に、巣から餌場までの距離が一定である場合には、餌が大きくなるにしたがって餌の処理にかかる時間が長くなるので動物の餌運搬率は増加し、第二に、餌の大きさが一定である場合には、巣から餌場までの距離が長くなるにしたがって運搬コストが増加するので運搬率が減少すると予測している。

捕食危険の指す意味は個体内に生じる不安であり、不安は個体がオープンスペースに身をさらすことにより生じると考えられることは前章で述べた。捕食危険の概念は、巣と外界が明確に区分できる自然生息地を前提として生じたものである。したがって本実験では野外に設定された半自然場面を用い、ラットが地下に掘った巣穴から外界に餌を採りに出ていかなければならない状況下で、餌の大きさおよび巣から餌場までの距離という2つの要因が餌への対処行動の選択に及ぼす影響を検討する。

ラットの行動圏に関しては数kmにおよぶ可能性や(Telle, 1966)、30mから45m程度(Davis, Emlen, & Stokes, 1948)、12m程度(Lore & Flannely, 1978)など様々な報告があり、一致した見解は得られていないが、Lore & Flannely(1978)はラットが最も頻繁に利用する餌場から12mという短距離の範囲内の地点に巣穴をつくることを報告しているので、本実験では比較的短い距離を設定して餌への対処行動の選択を検討する。その際、1つ

の餌場が巣からの距離を変えて設定される場合と、巣からの距離が異なる複数の餌場が設定される場合とでは、ラットによる空間分節あるいは距離評価が異なる可能性があるため、その双方を設定した上で、餌の大きさと距離が餌への対処行動に及ぼす影響を検討する。

方 法

被験体 90日齢のWistar-Imamichi系ラット雌雄各4匹、計8匹を、装置に投入する前に自由摂食時の90%の体重にし、実験終了まで給餌量の調節により体重を維持した。

装置 筑波大学構内に設置された囲いを用いた(Fig.1-1)。囲いの俯瞰図をFig1-2に示した。地下60cmの地点にはコンクリート製の囲いがあり、地上部分の覆いは金網製であった。縦180cm、横90cm、高さ90cmで構成される区画を4区画用いた。各区画の端で、巣穴からそれぞれ1.8m、3.6m、5.4m、7.2mの地点に、直径3.5cmの透明なプラスチック皿を配置し、それを餌場とした。餌場には1個の餌が置かれた。

餌材料 0.045gのラット用特殊ペレット(室町機械株式会社製)と、1g、3gのラット用飼料(オリエンタル酵母株式会社製)を用いた。以降の実験も同じ餌を用いた。

手続き 実験に先立ち、被験体とは別のラットを装置の半自然場面に投入し、穴を作成させ、そのラットを装置から取り除いた。ラットを装置に投入して観察前10日間装置内で生活させ、ラットがその穴の中を休息所として利用することを確認した。同期間中、実験に用いる餌に馴致した。

実験条件

単数餌場条件 4箇所餌場のうちいずれか1箇所に1個だけ餌が置かれた。ラットが巣から出て餌場に達し、餌場で餌を食べるか巣へ運搬するかの対処行動を行って巣へ戻るまでを1試行とした。餌の大きさ(0.045g、1g、3g)と巣からの距離(1.8m、3.6m、5.4m、7.2m)を組み合わせた12条件について、1日(5試行)ずつ観察した。測度は、餌への対処行動と、餌の摂食時間、行きの(巣穴から餌場までの)移動速度と、帰りの(餌場から穴までの)移動速度であった。

複数餌場条件 単数餌場で12条件すべての観察を終えた翌日、今度は4箇所の餌場すべてに餌を1個ずつ提示し、各々の条件における餌への対処行動を記録した。ラットが穴から出て、4箇所の餌場から餌をとり終えるまでを1試行とし、1条件につき1試行行った。1日1試行行い、3日間で実験を終了した。測度は餌への対処行動であった。複数餌場条件においては、ラットの移動パターンは個体ごとに異なり、特定の距離の移動速度を求めることができないので、餌場単数条件とは異なり、移動速度は測定しなかった。

なお、対処行動の選択に関しては、1つの餌に対して、途中まで食べて運搬するという形の行動が見られた場合には、双方が生起したとして記録した。この記録方法を以降の実験でも一貫して用いた。

結 果

単数餌場条件

餌運搬行動 単数餌場条件における5試行中の運搬行動の生起率をFig.1-3Aに示した。ラットの餌運搬行動は、巣から餌場までの距離にかかわり

なく餌の大きさに強く影響され、ラットは雌雄ともに0.045gの餌をまったく運搬せず、1g、3gの餌をすべて運搬した。すなわち、ラットはすべての距離条件において0.045gの餌をすべて餌場で摂食し、1g、3gの餌はすべて口にくわえて巣穴へ運搬した。

摂食時間 餌の摂食時間は0.045gで13秒、1gで108秒、3gで127秒程度であった。ただし、巣穴に運搬された1gと3gの餌の場合には、ラットが次に地表に出てくるまでの時間を摂食時間とみなしたので、実際にラットが餌を食べ尽くすまでに要した時間とは異なる。1gと3gの餌の摂食時間に表面的に大きな差異がないのはそのためである。いずれにせよ、1g、3gの餌を見つけた場所で食べると仮定すると、ラットは0.045gの餌を食べた場合の約10倍近くの時間だけ巣の外に身をさらすことになる。

移動速度

行きの移動速度 餌の大きさと巣からの距離に対応した、行きの（巣穴から餌場への）移動速度をFig.1-4Aに示した。これについて、性、餌の大きさ、距離の3要因の分散分析を行った結果、行きの移動速度は餌の大きさにかかわらず同じであるが、巣から餌場までの距離が長いと有意に速くなることがわかった($F=4.31, df=3, 18, p < .05$)。

帰りの移動速度 餌の大きさと巣からの距離に対応した、帰りの（餌場から巣への）移動速度をFig.1-4Bに示した。性、餌の大きさ、距離の3要因の分散分析を行ったところ、ラットは1g、3gの餌に出会ったときには0.045gの餌に出会ったときよりも有意に速く巣に戻ることがわかった($F=81.29, df=2, 12, p < .01$)。ラットは、0.045gの餌に出会うと餌場で食べ終えた後に巣へ帰り、1g、3gの餌に出会うとそれを運搬しながら巣へ帰る。つまりラットは、餌を餌場で食べた後よりも、餌場で食べずに餌を巣へ

運搬する際に速く巣へ帰ったといえる。

本実験では餌の運搬行動および移動速度に性による差異は認められなかった。

複数餌場条件

餌運搬行動 複数餌場条件における餌運搬行動の生起率をFig.1-3Bに示した。単数餌場条件と同様に、巣と餌場の距離の変化にかかわらず、ラットは0.045gの餌をすべて餌場で摂食し、1g、3gの餌をすべて口にくわえて巣穴へ運搬した。この対処行動に関して雌雄に差異はなかった。

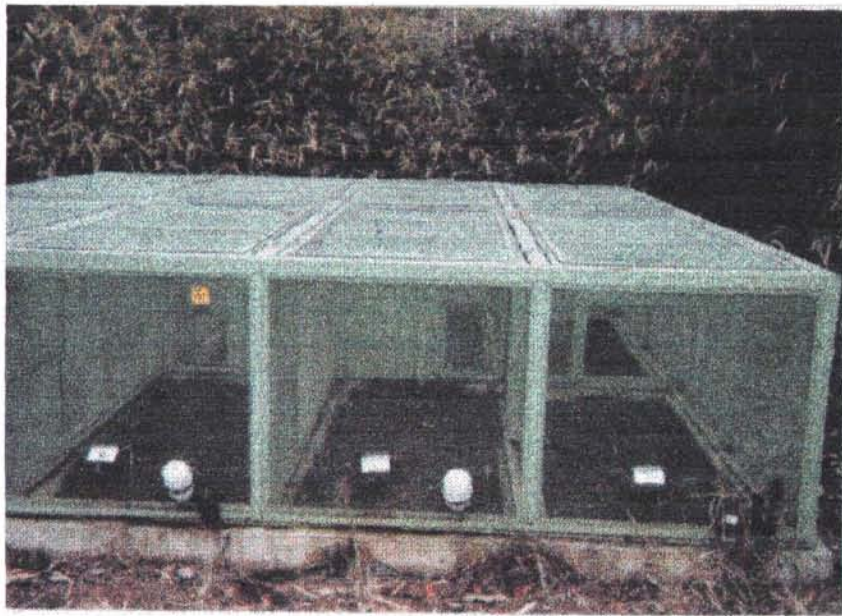


Fig.1-1. The seminatural enclosure used in Exp.1.

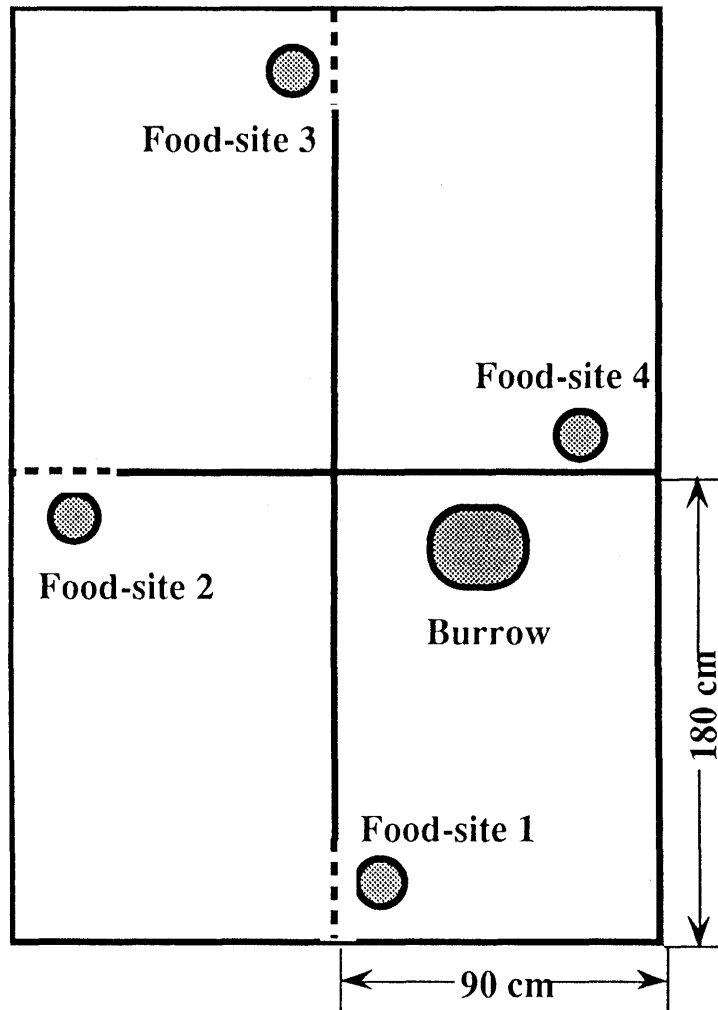


Fig.1-2. The top view of the semi-natural enclosure used in Exp.1.

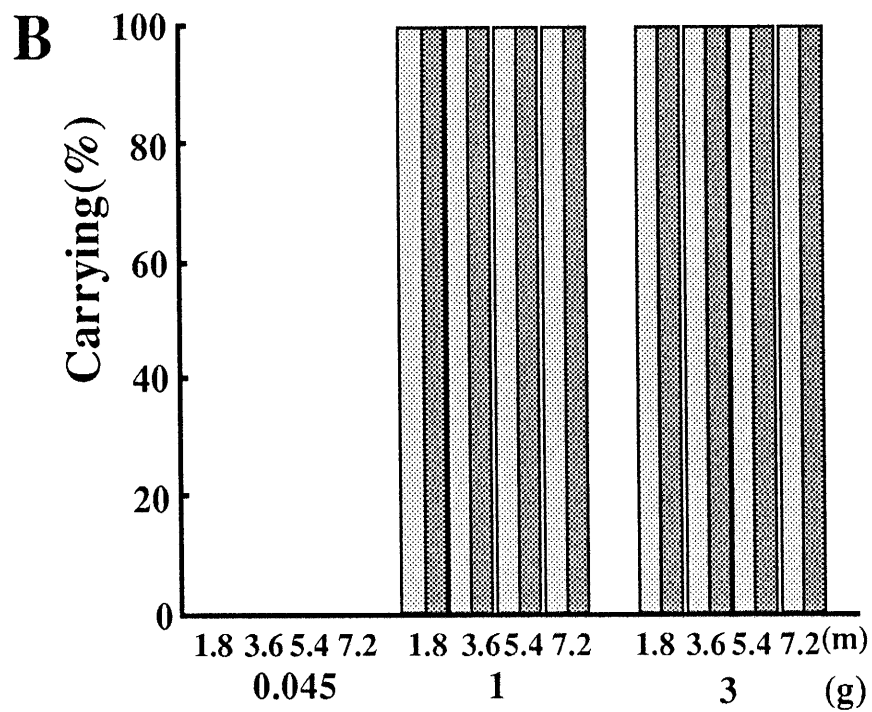
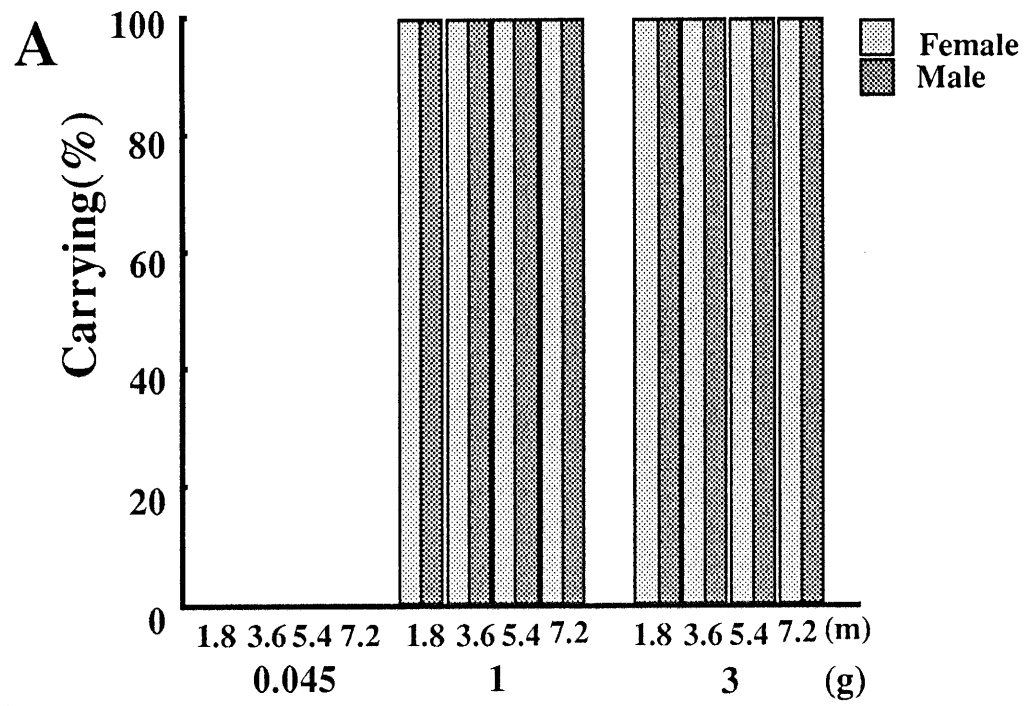
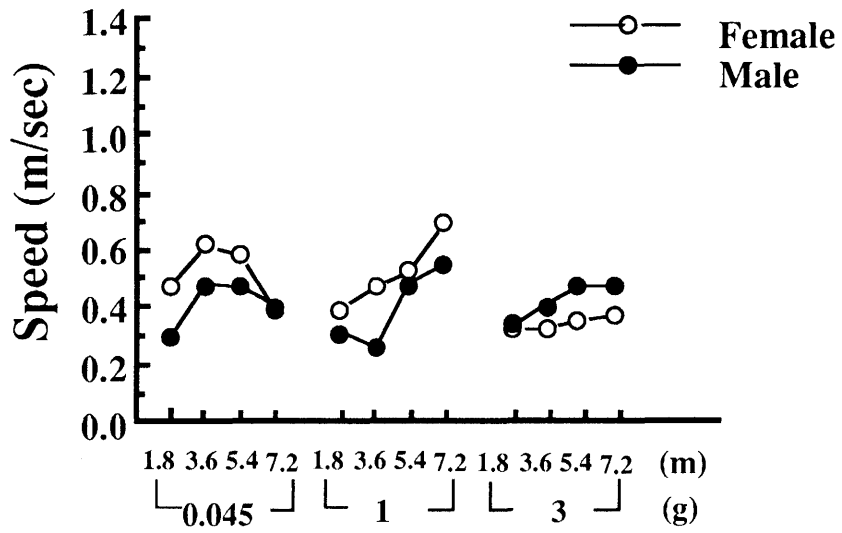


Fig.1-3. Mean percent carrying in each size-distance combination in the single food-site condition (A) and the multiple food-site condition (B) in the semi-natural enclosure.

A OUT



B RETURN

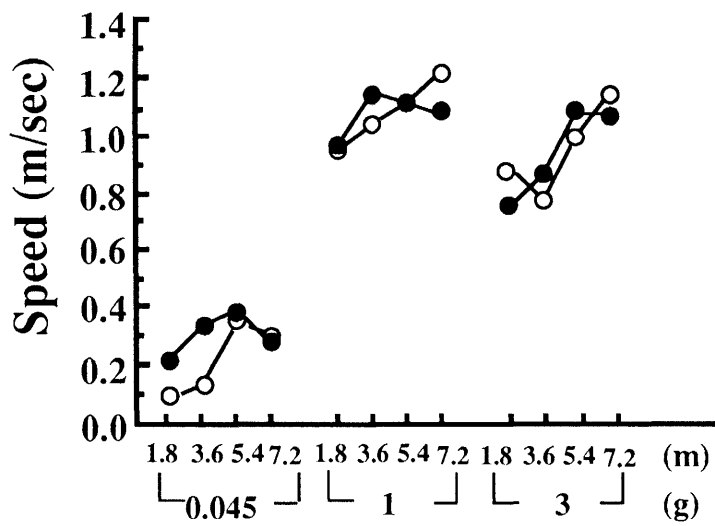


Fig.1-4. The top panel (A) shows the travel-out speed and the bottom panel (B) shows the travel-return speed in the multiple food-site condition in the semi-natural enclosure.

考 察

初期の行動生態学における採餌理論は、動物を利益と損失のバランスだけで動く自動機械のように扱うことが多かったが、実際の動物の採餌行動は利益と損失だけでは説明がつかないことが後に指摘されるようになった。たとえば、採餌効率だけを問題にするならば、動物は出会った餌を常にその場で食べればよく、食わずに運搬する必要はない。Lima et al.(1985)は、動物が運搬を行うのは捕食危険を低下させるためであると仮定せざるを得ないとした上で、餌を運搬する動物種に関して以下の二つの予測を行った。第一に、巣から餌場までの距離が一定である場合には、餌が大きくなるにしたがって餌の処理にかかる時間が長くなるので動物の餌運搬率は増加する。第二に、餌が一定の大きさの場合には、巣から餌場までの距離が長くなるにしたがって運搬コストが増加するので運搬率が減少する。

本実験の結果、ラットの餌への対処行動は餌の大きさに強く影響された。ラットは雌雄ともに餌場の数および巣からの距離にかかわらず、出会った餌が0.045gの小さい餌だと餌場で食べ、1g、3gの大きい餌だとそれを巣へ持ち帰ることがわかった。これらの結果は、Lima et al .(1985)の予測のうち、餌が大きくなると運搬率が上昇するという予測に一致するが、巣からの距離が長くなると運搬率が低下するという予測には一致せず、運搬率は距離の影響をまったく受けなかった。運搬率が距離の影響を受けなかったことは、本実験で設定した距離が自然生息場面にくらべて短く、運搬コストの点で大きな差異がなかったことによる可能性が大きい。ラットの行動圏に関しては12m程度(Lore & Flannely, 1978)、30m程度

(Davis, Emlen, & Stokes, 1948)、数kmに及ぶ(Telle, 1966)という様々な報告があることは本章のはじめに述べたが、いずれにしろ本実験で用いた距離はそれらよりはやや短かった。

移動距離によるエネルギーコストを考えなくてよいならば、1g、3gの餌の運搬率の増大は、別の要因によると考えなければならない。考えられる要因の一つに、摂食の労力（コスト）があるが、餌場で食べずに巣へ持ち帰った場合にも結局は餌を食べることになるのだから、餌が大きくなることに伴う餌運搬率の上昇にかかわる要因は他にありと考へざるを得ない。その場合考えられる要因に、Lima et al.(1985)があげた捕食危険がある。動物は巣から出て餌を探索するが、巣から出て外界に身をさらすことには常にその動物自身が捕食される危険がともなう。また、餌に遭遇した際に動物は、すぐにそこで餌を食べることによって即時的に摂食動機づけの充足をはかるか、運搬してから食べるかという選択に際して、摂食動機づけによる即時的な栄養補給と捕食危険とのバランスをとらなければならない。

Lima et al.(1985)が述べた捕食危険の意味するところは、採餌者が捕食者に直接対峙する危険ではなく、周囲に捕食者が潜在する可能性であり、あくまで潜在的危険である。自然生息地でこの潜在的危険を増大させる唯一の要因は、採餌者が巣の外に身をさらす時間である。

これらの観点から、本実験の結果をみると以下のようになる。巣の外に身をさらす時間は、巣から餌場への行きの移動時間と餌場での摂食時間および帰りの移動時間の合計である。本実験で設定した距離は比較的短く、移動時間は距離の変化により大きく変化することはなかったので、巣の外に身をさらす時間を大きく変化させるのは摂食に要する時間であった。先に述べたように、餌の摂食時間は0.045gで13秒、1gで108秒、3gで

127秒程度と大きく異なる。ラットがもし1gの餌や3gの餌を外で食べると仮定すると、巣外滞在時間は移動時間の10秒程度を加算した118秒および137秒程度になり、0.045gの餌を外で食べた場合の23秒程度に比較して圧倒的に長くなる。すなわち、ラットが1g、3g餌を運搬せずに餌場で食べるとすると、ラットが巣の外に身をさらす時間は0.045gの餌の場合に比べて4~5倍になる。したがって、ラットは20秒程度は危険を犯したが、2分以上巣の外に身をさらす危険は避けたと考えることができる。

ここで注意すべき点は、餌を運搬するかどうかの決定は餌を食べる前になされるから、ラットはその際、餌の摂食時間の予測から巣の外界の滞在時間を推定し、大幅な時間超過を防ぐという作業を行なっているといわねばならないことである。このことは、餌への対処行動の選択に際して、巣の外に身をさらす時間を調節するメカニズムがあることを示唆する。したがって、餌の大きさは、摂食にともなう巣外滞在時間の増大、つまり捕食危険の増大、内的には不安の昂進に直接関わる要因であるとみなすことができる。本実験の結果から考えて、摂食時間が長くなり、不安が増大して摂食か運搬かという選択が変化する程度の餌の大きさは、0.045gと1gの餌の間になければならない。この点についてはさらに検討する必要がある。

ここでは捕食危険と呼んだが、巣の外で生体が経験する危険は他にもある。たとえば、帰りの移動速度は餌を食べた後に巣に戻る場合よりも、餌場で食べずに運搬する場合に速い。このことは、自身が採った餌を他個体に奪われずに首尾良く巣へ運ぶという点で合理的である。つまり、餌への対処行動の選択には、捕食危険に加えて、他個体による強奪危険も介在するという考え方も成り立つ。たとえばWhishaw & Whishaw (1996) は、自然生息地におけるラットの行動を観察し、劣位個体は巣の外で餌

を食べずに、見つけた餌を巣穴へ運搬することで、他個体に餌を奪われずに食べることに成功したと報告している。したがって、危険といった場合捕食に限定せず、捕食危険や餌を強奪される危険を含めて”巣の外で生体が考慮しなければならない危険”が重要であるととらえてもよいように思われる。

このように考えれば、採餌行動全般にはいくつかの要因が関係する可能性はあるが、本研究で中心的に扱う餌への対処行動の選択については古典的な行動生態学が提唱した利益／損失に加えて、ラットが巣の外に身をさらすことによる潜在的な危険に由来する不安という要因が、大きな影響力を持つと考えてよいと思われる。

(2) 実験室における餌の大きさと巣部から餌場までの距離の影響

(実験2)

実験1から、穴居可能な半自然場面において、ラットが餌の大きさの影響を強く受けて餌への対処行動を変えることが示された。すなわち、0.045gの餌は被験体全員がその場で食べるが、1g、3gの大きさになると全員が巣へ持ち帰った。この結果から、少なくとも0.045gと1gの餌に関しては、ラットの餌への対処行動の選択に葛藤がないが、その中間の大きさの餌には対処行動の選択に葛藤が生じ、ある個体は摂食行動を選択し、他の個体は運搬行動を選択するというように、個体間で対処行動の選択が分かれる場合と、個体内で選択がばらつく場合との双方があることが予測できる。

本実験は第一に、半自然場面において巣穴と外との関係で生じた餌への対処行動が、実験室場面で再現されるかどうかを確認すること、第二に、ラットが0.045gと1gの間の大きさの餌に出会った場合に、個体内および個体間で対処行動の選択に揺れが生ずることを確かめること、の2点を目的として行われた。

方 法

被験体 90日齢のWistar-Imamichi系ラット雌雄各10匹、計20匹を、体重を自由摂食時の90%に制限して用いた。

装置 塩化ビニール板製の灰色の高架式直線走路を用いた。走路部は長さ2mで、それを3本用意して走路全体の長さを2m、4m、6mに調節した。巣部とみなす出発箱は20(縦)×20(横)×30(高さ)cm、脚部の長さは60cmの

寸法だった。以下、実験3以外は同じ装置を用いた。

餌材料 実験1で用いた0.045g、1g、3gの飼料に0.2gの飼料を加えた。

手続き

実験条件

単数餌場条件 実験に先立ち、1日30～40分間ずつ10日間は5匹ずつ、またその後7～17日間は個体ごとに、餌を置いた装置にラットを放置し、餌と装置に馴化させた。餌場を単数とし(Fig.2-1A)、そこに1個餌が置かれた。餌の大きさ4条件と、距離3条件を組み合わせた12条件について、ラットの対処行動を測定した。巣部から出発したラットが餌場に到達し、餌に対してそれを食べるか持ち帰るかの対処行動をとって、巣部に戻るまでを1試行とした。この観察を1日5試行行い、1条件につき連続5日間(25試行)行った。したがって、すべてのラットが餌の大きさと距離を組み合わせた12条件を経験し、実験は計60日間行われた。餌の大きさと距離を組み合わせた条件は被験体間でカウンターバランスした。

ラットが示した餌への対処行動の種類を記録し、さらに巣部と餌場との間の移動速度、および、餌場で食べた場合には餌場での、運搬した場合には巣での餌の摂食時間を測定した。なお、運搬後の摂食の場合、ラットが3gの餌を食べきらない場合は、餌を食べ始めてから摂食を中止するまでの時間を測定した。

複数餌場条件 単数餌場条件の終了後3日間、走路の3箇所の餌場に餌を置いた装置にラットを1日20分間ずつ放置し、餌が複数ある状況に馴化した。単数餌場条件終了後4日目から複数餌場条件下で実験を開始した。複数餌場条件では、走路の長さを6mにし、巣部から2m、4m、6m離れた地点にある計3箇所の餌場すべてを使用した(Fig.2-1B)。それぞれの餌場に1個の餌を置いた。巣部に投入されたラットが走路部に出て、餌をその場

で食べるか巣へ運搬するかの、いずれかの対処行動を示して、3箇所餌場から餌をすべて採り終えるまでを1試行とした。したがって、餌を採り終えるまでの巣と餌場の往復回数と移動距離は、個体ごと、試行ごとに異なる。そのため、複数餌場条件では移動時間を測定しなかった。また、ラットは複数の餌に対処することになるため、個々の餌の摂食時間を正確に測定できないので、摂食時間も測定しなかった。それぞれの餌の大きさの条件について4試行ずつ行われた。実験は規定の体重を維持するための摂取餌量の関係から、1日1試行だけ行われ、餌の大きさ4条件を終えるために計4日間行われた。ラットが各餌場で示した、餌への対処行動を測定した。

結 果

単数餌場条件

餌運搬行動 巣から餌場までの距離と餌の大きさを組み合わせた12条件における餌運搬率をFig.2-2に示した。Fig.2-2に示すように、0.045gの餌の運搬率は低く、1gおよび3gの餌はすべて運搬された。0.045gの餌がわずかながら運搬された点が異なるものの、餌への対処行動は実験1で示されたのと同じであった。また、0.045g、1g、3gの餌の運搬率に性差がないという結果も、実験1と同じであった。

注目すべきは本実験で中程度の大きさとして加えて用いた0.2gの餌に対する行動である。ラットは、0.2gの餌に対してはその場で食べる行動と運搬行動の双方を示した。この結果は、個体内で試行ごとに異なる行動が選択されることと、個体ごとに選択が異なることの両方により得られた。

さらに、0.2gの餌の運搬率は雄よりも雌で高いことがわかった。

各条件の25試行中の餌運搬回数について、性、餌の大きさ、巣からの距離の3要因の分散分析を行ったところ、ラットの餌運搬率は餌が大きくなるにしたがって有意に上昇したが($F=967.94$, $df=3, 54$, $p<.01$)、巣から餌場までの距離の変化にかかわらず同程度であった。0.045g、1g、および3gの餌運搬率は雌雄同程度であり、性差は認められなかったが、0.2gの餌運搬率には性差がみられ、雌が雄よりも有意に多く運搬した($F=21.34$, $df=3, 108$, $p<.01$)。

移動速度

行きの移動速度 各条件における行きの移動速度をFig.2-3Aに示した。Fig.2-3Aが示すように、移動速度は0.045gの餌に対してよりも、それ以外のときに速かった($F=18.27$, $df=3, 54$, $p<.01$)。また、餌場と巣の距離が増加するにしたがって行きの移動速度は速くなった($F=35.63$, $df=2, 36$, $p<.01$)。

帰りの移動速度 各条件における帰りの移動速度をFig.2-3Bに示した。Fig.2-3Bが示すように、ラットは、餌が大きいとき、すなわち餌を運搬する際に有意に速く巣へ帰った($F=99.02$, $df=3, 54$, $p<.01$)。また、巣から餌場までの距離が長いと有意に速く巣へ帰った($F=23.69$, $df=2, 36$, $p<.01$)。0.2gの餌が提示されたときの帰りの移動速度は、雄よりも雌において速かった($F=3.64$, $df=3, 108$, $p<.05$)。

摂食時間 Table 1に示したように、ラットがそれぞれの大きさの餌の摂食に要した時間は、0.045gで12秒、0.2gで20秒、1gで130秒、3gで145秒程度であった。ただし、ラットは3gの餌を試行中に食べ終えることはほと

んどなく、途中で食べることをやめて次の採餌に出ることが多かったの
で、3gの餌の摂食時間は、1個の餌を食べきるまでの時間ではなく摂食を
中止するまでの時間を表している。そのため、1gと3gの餌の摂食時間は、
表面的にはそれほど大きな違いはなかった。

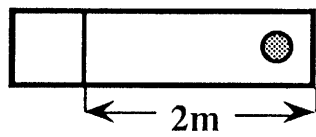
複数餌場条件

餌運搬行動 各条件における餌運搬行動の生起率をFig.2-4に示した。
0.045gおよび0.2gの餌の運搬率は全般的に単数餌場条件よりも高くなり、
その傾向は特に0.045gの餌において顕著にみられた。4試行中の餌運搬回
数について、餌の大きさ、性、距離の3要因の分散分析を行ったところ、
単数餌場の場合と同様に、ラットの餌運搬行動は餌が大きくなるにした
がって有意に増加した($F=79.04$, $df=3, 54$, $p<.01$)。

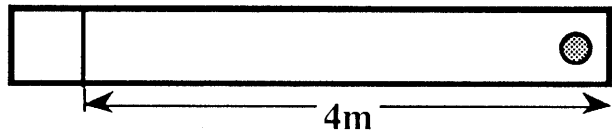
1g、3gの餌が距離にかかわらず常に運搬された点は単数餌場条件と同
様だったが、単数餌場条件ではほとんど運搬されなかった0.045gの餌と、
単数餌場条件では50%の運搬率だった0.2gの餌が、巣部に近い(2mの)餌場
では摂食され、巣部から遠い(4m、6mの)餌場からは運搬されるという距
離の影響がみられたこと($F=20.66$, $df=6, 108$, $p<.01$)は、単数餌場条件とは
異なっていた。Fig.2-4から、0.045gおよび0.2gの餌の運搬率は雄よりも雌
で高いと思われたが、餌量と性の有意な交互作用は認められなかった。

A

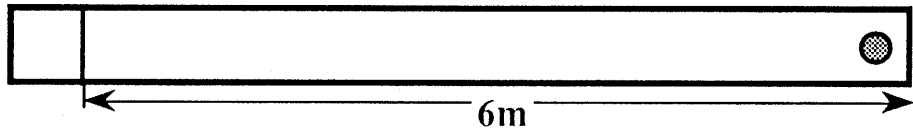
Nest Runway Food-site1



Food-site2



Food-site3



B

Nest Runway Food-site1 Food-site2 Food-site3

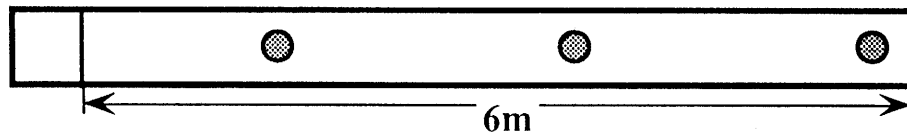


Fig.2-1. The top view of the runway apparatus used in Exp.2. The top panel (A) shows the single food-site condition and the bottom panel (B) shows the multiple food-site condition.

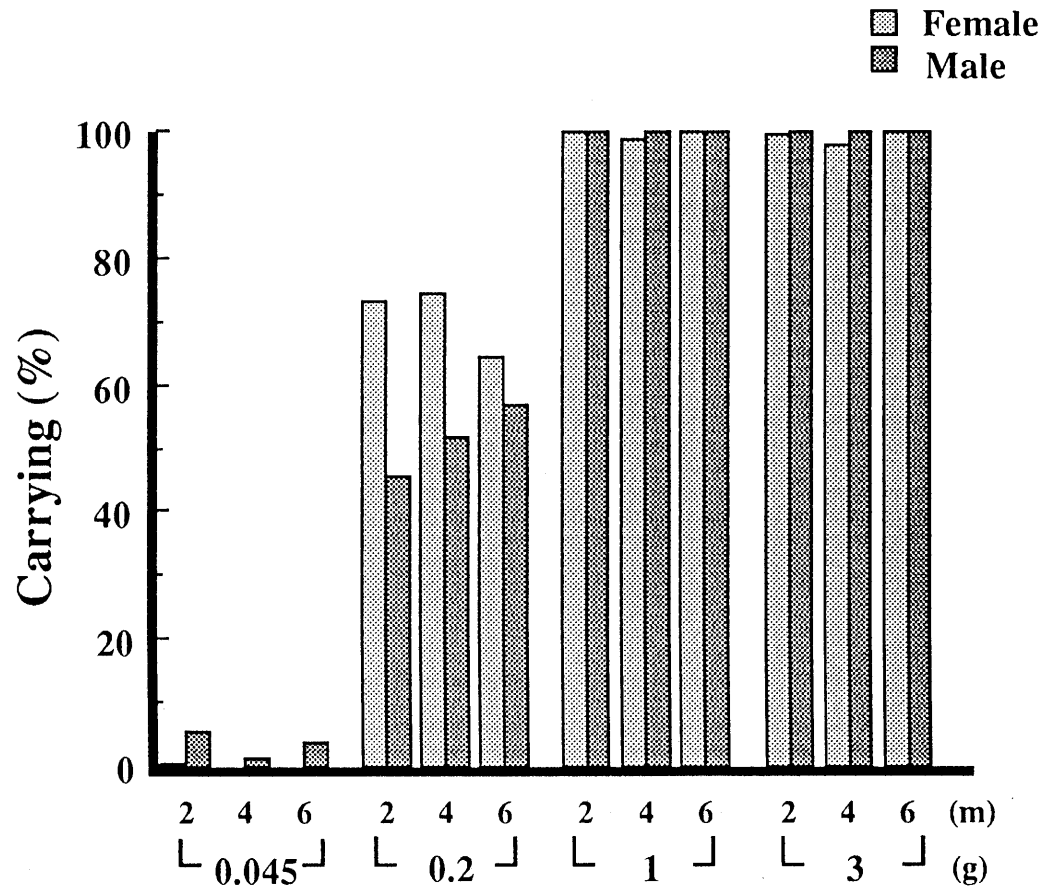


Fig.2-2. Mean percent carrying for each size-distance combination in the single food-site condition in the laboratory environment.

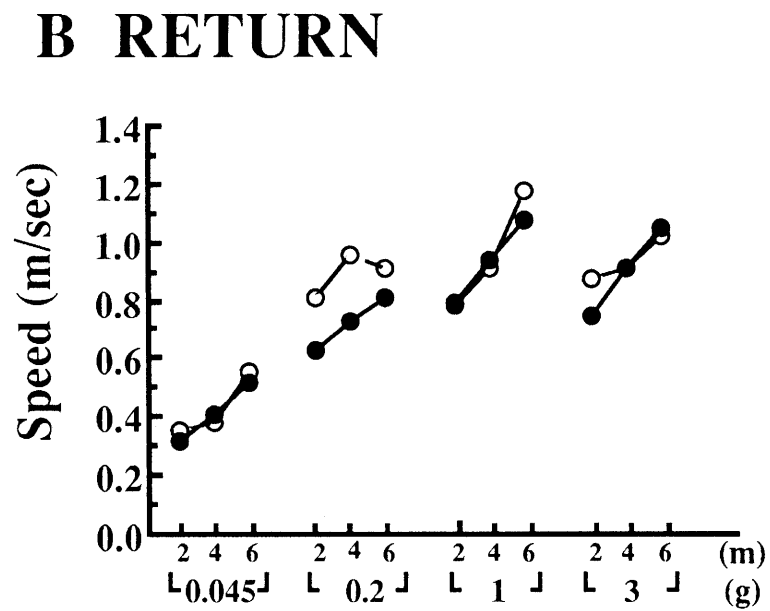
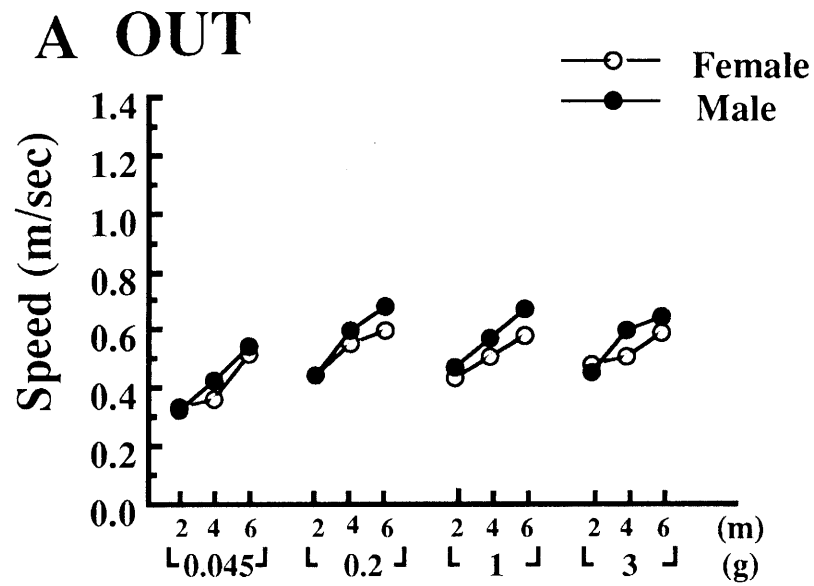


Fig.2-3. The top panel (A) shows the travel-out speed and the bottom panel (B) shows the travel-return speed in the multiple food-site condition in the laboratory environment.

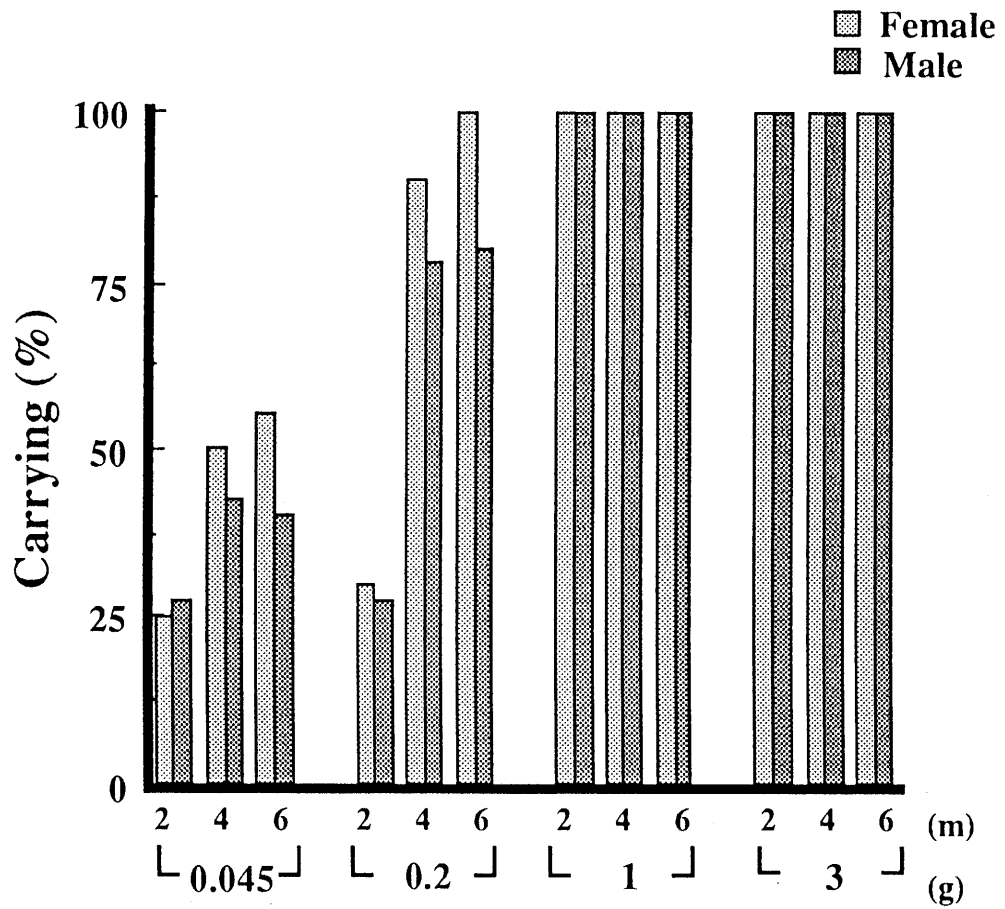


Fig.2-4. Mean percent carrying for each size-distance combination in the the multiple food-site condition in the laboratory environment.

Table 1. Mean eating time (sec) and the response (eat or carry) to food in each food size condition.

Food size	Female	Male	Mean
0.045 g	13.34 (eat)	11.74 (eat)	12.54
0.200 g	22.30 (eat / carry)	19.27 (eat / carry)	20.79
1.000 g	131.90 (carry)	124.31 (carry)	128.11
3.000 g	145.87 (carry)	144.43 (carry)	145.15

考 察

餌の運搬行動は、巣から餌場までの距離にかかわらず、餌の大きさに強く影響され、小さい餌(0.045g)はその場で食べられ、大きい(1g、3gの)餌が巣部へ運搬された点は実験1の結果と同じであった。したがって高架式走路の走路部と巣部との関係は、実験1で用いた半自然場面における地表と巣穴の関係を確実に再現したといえる。このことは、採餌行動の基本形態が高架式直線走路において表出され、それが実験室実験で研究可能なことを意味する。

注目すべき点は、本実験で新たに加えて用いた中程度の大きさの餌(0.2g)に対する対処行動の選択にばらつきが出たこと、すなわち、餌を餌場で食べる個体と運搬する個体がみられ、また個体内でも試行ごとに異なる行動を選択する場合が生じたということである。この事実は、0.2gの餌が、採餌効率と捕食危険のバランスによりいずれの対処行動をとるかの基準点の近傍にあることを示している。

対処行動の選択は餌を食べる前になされるのだから、ラットは餌の摂食にかかる時間の予測を通して、巣の外に身をさらすことになる時間（捕食危険ないし捕食不安の増大をもたらす）の推定を行い、それが一定基準を越せば餌運搬行動を選択する傾向が強くなると考えられる。実験1、2でほとんど餌場で食べられた0.045gの餌の摂食時間とすべて運搬された1gと3gの餌の摂食時間には、10秒程度と130秒程度という大きな開きがある。巣と餌場の往復の移動時間として10秒程度を加算して考えても、もし1g、3gの餌を餌場で食べるならば、ラットが巣の外に身をさらす時間は0.045gに比べて7倍以上になること、そして1g、3gの餌への対処行動と

して餌運搬行動が100%生じることはこの見解を支持する結果であった。

採餌理論では、餌運搬率は巣から餌場までの距離が長くなると低下すると予測される。本実験においてこの予測を支持する結果が得られなかったことに関しては、設定した距離の変化が比較的短い範囲内であり、移動時間に大きな差異がなかったからだと解釈されることは前に述べた。しかしながら、本実験では中程度の大きさの餌の場合に、かつ複数餌場条件においてだけ、巣部から遠いところにある餌ほど運搬されやすいという、餌の大きさと距離の交互作用が生じた。複数餌場条件では複数の餌に対処しなければならないので、ラットが巣の外に身をさらす時間は単数餌場条件よりも長くなる。このことが上述の結果に関与する可能性は検討されなければならない。

単数餌場条件と複数餌場条件との間には、先に述べた距離の影響の他にも差異がみられた。小さな餌(0.045g)と中程度の大きさの餌(0.2g)の運搬率はともに、単数餌場条件よりも複数餌場条件において高かった。特に、小さな餌の運搬率が上昇したことは、小さな餌が餌場で食べられることが多かったという実験1と本実験の単数餌場条件の結果に反するものであった。これらの差異については、以下に述べる両条件の差異を考慮して検討しなければならない。単数餌場条件と複数餌場条件においては、餌場の配置と餌の数という2つの差異があった。第一に、単数餌場条件では巣部と餌場の距離が2m、4m、6mのいずれの条件においても、餌場が走路部の先端にあり、餌場の先には走路がなかった。ところが複数餌場条件では、すべての距離条件において6mの走路を使用したので、巣部と餌場の距離が2mと4mの条件では、走路の途中に餌場があった。第二に、得る餌の数も異なっていた。餌場に置かれる餌の数は1個なので、単数餌場条件では1個しか餌が得られなかったが、複数餌場条件では3箇所

場に1個ずつ餌があり、1試行で3個の餌が得られた。これらの2つの差異のうち、餌場の配置と餌の数のいずれが餌の運搬率に影響を及ぼすのかについては、さらに検討する必要がある。

最後に、ラットが餌運搬を開始する餌の大きさの基準値は、雄よりも雌で小さいこと、言い換えれば、雌は小さい餌でも運搬行動を選択しやすいことが示唆された。母親ラットは仔の離乳期に多く餌を貯蔵し、仔の離乳を促進することが報告されている(Calhoun, 1962)ので、雌が雄よりも運搬傾向が強いことにはこのような雌に特殊な事象が関係している可能性がある。Calhoun(1962)の報告から考えると、雌の餌への対処行動が周産期には大きく変化する可能性があるので、この点についても今後検討する必要がある。

(3) 餌場の配置の影響 (実験3)

実験2において、複数餌場条件では、中程度の大きさの餌の運搬率は巣からの距離が増加するにしたがって高くなった。この事実には、餌場が走路の先端にあるか否かという餌場の空間配置と、得る餌の個数の違いとが関係している可能性がある。本実験では餌の数を1個に統一し、餌場が走路の先端にあるか否かという、餌場の周囲の環境の相違が餌運搬行動に及ぼす影響を検討することにする。

方 法

被験体 90日齢のWistar-Imamichi系ラット雌雄各16匹、計32匹を用いた。給餌制限により、体重を自由摂食時の90%にした。雌雄それぞれ8匹ずつ、走路の先端に餌場のあるEdge群と、走路の途中に餌場のあるNot Edge群にふり分けた。

装置 高架式直線走路を用いた。実験2の単数餌場条件と同じものをEdge条件とした(Fig.3-1A)。実験2で用いた装置を、走路部の長さを6mにした状態で、長さ60cmの走路をさらに付け足し、巣から2m、4m、6m離れたいずれかの場所に餌場を設けるNot Edge条件とした(Fig.3-1B)。

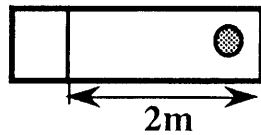
餌材料 実験1、2から、1gと3gの餌は常に運搬されることがわかったので、本実験では3gの餌を使用せずに、0.045g、0.2g、1gの餌を用いた。

手続き 実験に先立ち、1日20分間ずつ14日間、餌を置いた装置にラットを放置し、餌と装置に馴化させた。Edge群とNot Edge群の双方について、巣に投入されたラットが餌を採り終えて巣に戻るまでを1試行とした。餌の大きさ(0.045g、0.2g、1g)と巣からの距離(2m、4m、6m)を組み合わせた

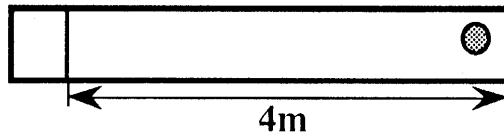
9条件について、1条件につき1日5試行観察した。餌をその場で食べるか、巣へ戻る途中まで運搬するか、巣へ運搬するか餌への対処行動、巣を出てから採餌を終えるまでの巣外滞在時間を記録した。

A EDGE

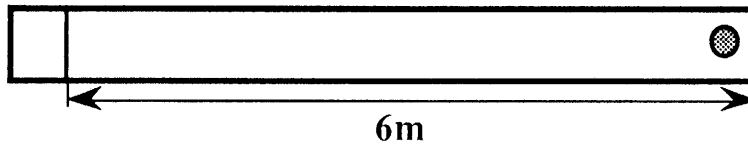
Nest Runway Food-site 1



Food-site 2



Food-site 3



B NOT EDGE

Nest Runway Food-site 1 Food-site 2 Food-site 3

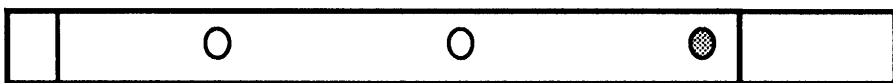
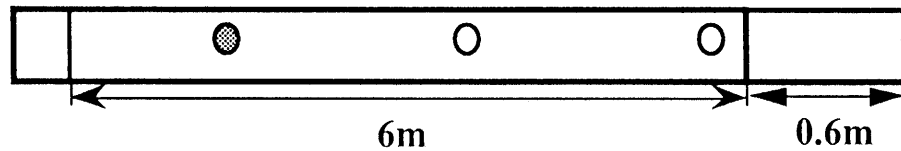


Fig.3-1. The top view of the runway apparatus. The top panel (A) shows the “edge” condition in which a food was placed at the edge of the runway and the bottom panel (B) shows the “not edge” condition in which a food was placed between the nest and the end of the runway.

結果と考察

5試行の餌の運搬率の平均値をFig.3-2に示した。餌の運搬率について、餌場の配置、性、餌の大きさ、巣と餌場との距離による4要因の分散分析を行った。その結果、Fig.3-2からもわかるように、餌場の先に空間が広がっているか否かという餌場の配置にかかわらず、餌運搬率に有意な変化はみられなかった。また、餌が大きくなることに伴って餌運搬率が有意に上昇すること($F=89.26$, $df=2, 56$, $p<.01$)、運搬率が雄よりも雌において有意に高いこと($F=10.65$, $df=1, 28$, $p<.01$)が示された。これらの結果は実験1、2と同じであった。餌運搬率は距離の変化にかかわらず同程度の値をとった。

本実験では、餌場の空間配置を問題とし、餌場の先にさらに空間があることが餌運搬率に影響を及ぼすかどうか検討したが、結果はまったく否定的であった。実験2の複数餌場条件で遠い餌場からの餌運搬率が高かった結果に関して、単数餌場条件と複数餌場条件の差異としてあげた餌場の先の空間の有無は餌運搬率に影響しないことが本実験で確かめられた。したがって今後は、もう一つの可能性である餌の数の影響を検討しなければならない。

巣外滞在時間(Fig.3-3)は、餌場が走路の端にあるか否かにかかわらず、また餌の大きさの変化にかかわらず同程度であることを示している。この事実からも、ラットは採餌行動の維持に関して餌場の先の空間の有無を重視しないことがわかる。餌への対処行動は餌の大きさの変化により劇的に変化するにもかかわらず、巣外滞在時間が餌の大きさの変化に関係なく同程度であることは注目すべきである。この結果は、ラットが餌

への対処行動を変化させることにより巣の外に身をさらす時間を調節していること、あるいは実際に巣の外に身をさらした時間を評価している可能性を示唆するものである。巣外滞在時間は雌で短く($F=6.60$, $df=1, 28$, $p<.05$)、巣から餌場までが遠いと長い($F=17.68$, $df=2, 56$, $p<.01$)という有意な差異が認められた。巣外滞在時間が雌で短いことは、雄よりも雌の方が餌運搬率が高かったことと対応している。

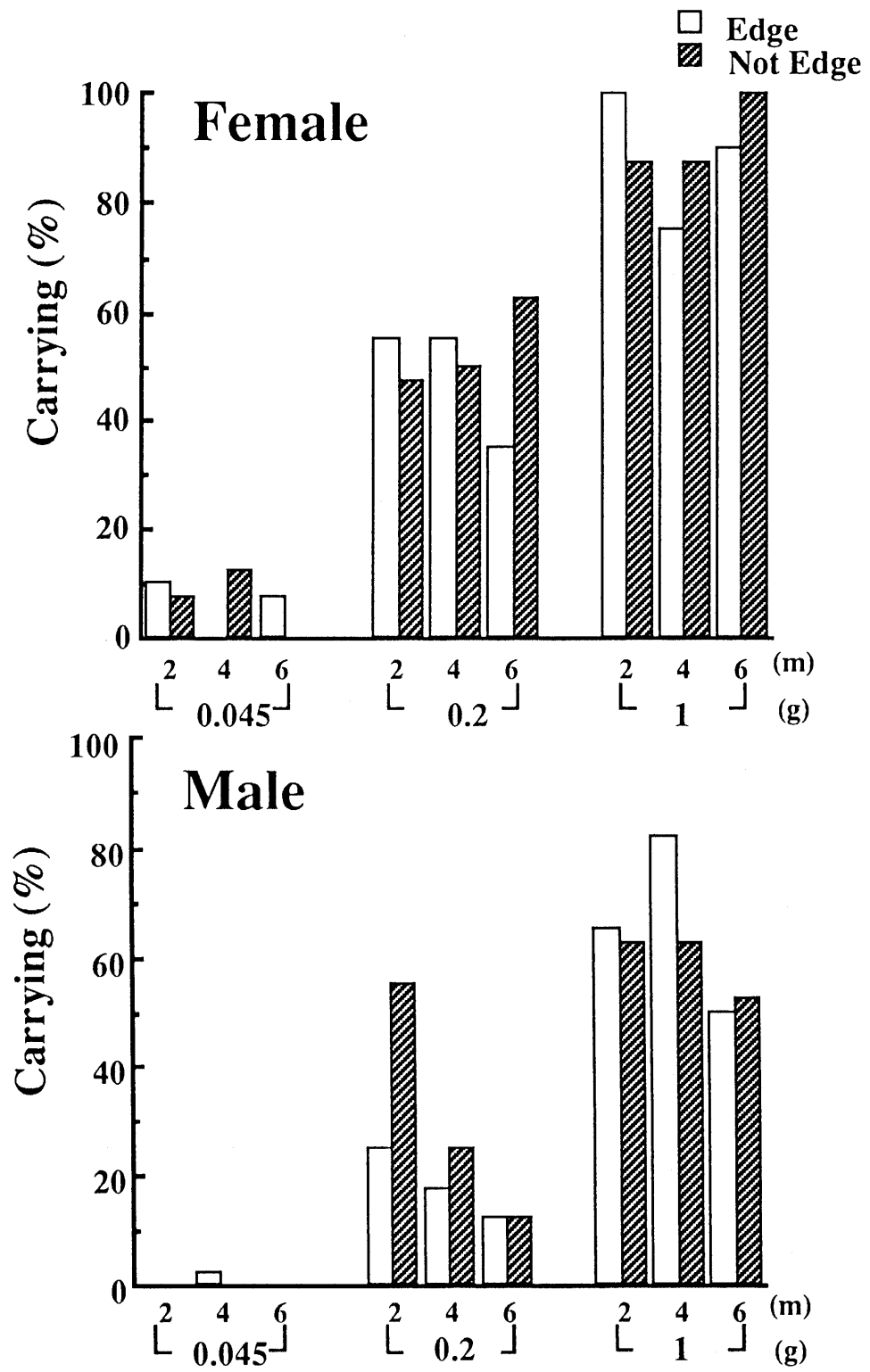


Fig.3-2. Mean percent carrying in the "edge" and the "not edge" conditions in female and male rats.

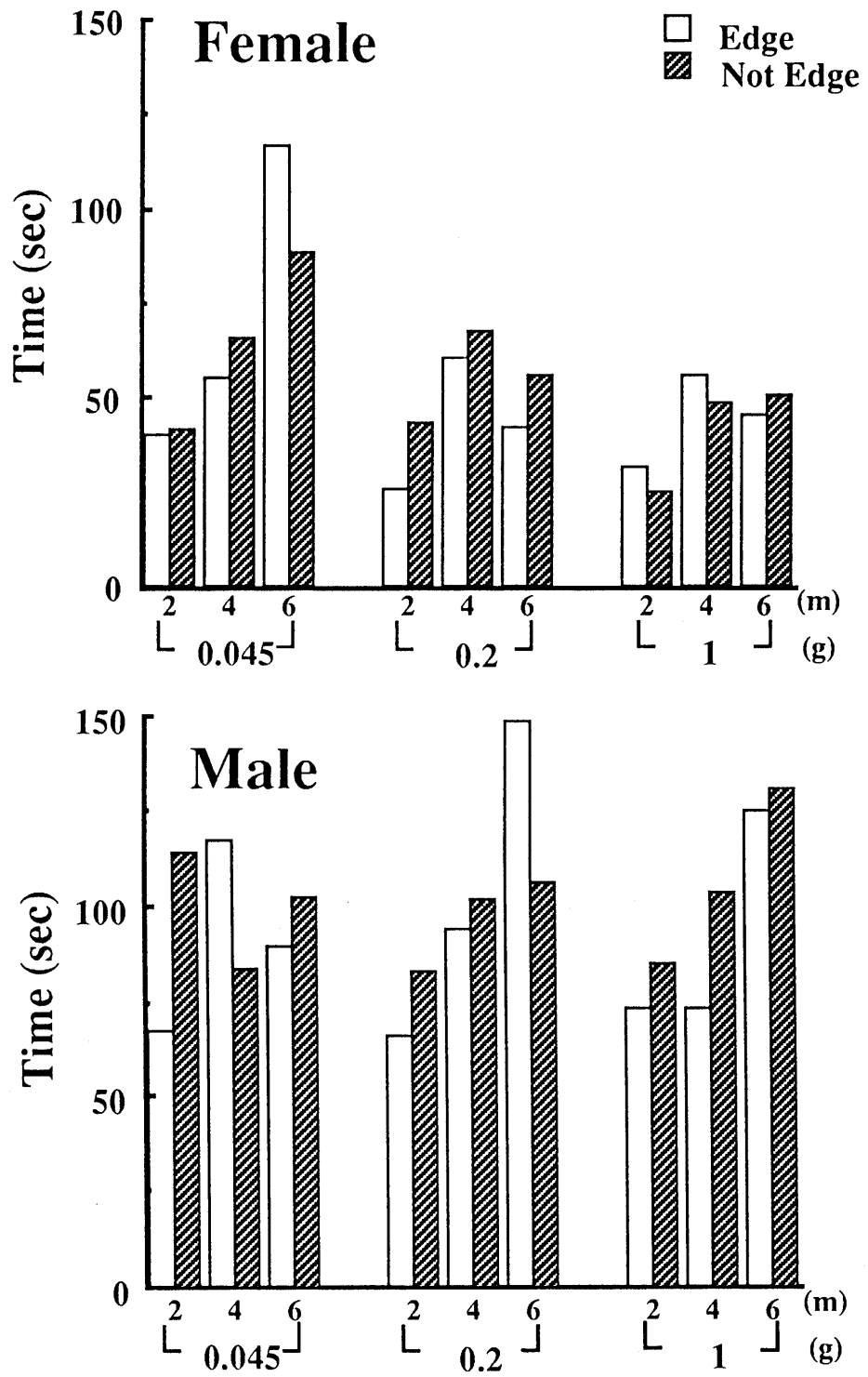


Fig.3-3. Mean time spent in the alley segment in the “edge condition and the “not edge” condition.

(4) 第1節のまとめと考察

ラットの餌への対処行動は、居住可能な半自然場面と非居住型の実験室場面の双方で基本的には同じであったことから、実験室場面において採餌行動の、特に餌への対処行動の研究が可能であることがわかった。

Lima et al.(1985)の採餌理論によれば、餌運搬率は、巣からの距離が一定の場合には餌が大きくなることに伴って上昇し、餌の大きさが一定であれば距離が長くなるにしたがって低下する。本研究の結果、餌の大きさが餌への対処行動の選択に重大な影響を及ぼし、餌が大きくなると餌運搬率は上昇した。ところが、巣と餌場との距離は餌運搬行動に大きな影響を及ぼさなかった。このことには、採餌理論で想定される自然生息地における行動圏が、本実験で設定した距離よりも広いことが関係するものと思われる。すなわち、本研究で設定した距離の変化は、巣の外に身をさらす時間を大きく変化させず、移動時間の点で大きな差異を生じさせなかったことが、距離による運搬率の変化が生じなかった理由としてあげられる。

餌の大きさは餌への対処行動の選択に重要な影響を及ぼし、小さい餌はまったく運搬されず、大きな餌はすべて運搬されることが本節の3つの実験で確かめられた。それに対して、中程度の大きさの餌がその場で食べられる場合と運搬される場合の双方が見られたことは、特に注目すべきである。これらの事実から、ラットの餌への対処行動は餌が大きくなるにしたがって大きく変化し、その場での摂食に代わって餌運搬が増加することと、中程度の大きさの餌に直面するとラットは対処行動の選択に葛藤を起こすことが示唆された。

ここで、明らかにラットが出会う餌ごとに対処行動を変化させていることに注目しなければならない。初期の採餌理論が指摘したように、ラットが効率よく餌を採ることだけを優先させるならば、あるいは即時的な摂食動機づけの充足だけを優先させるならば、餌場が複数ある場合には、餌を餌場で食べて、餌場の間を移動して次の餌を食べるという行動が選択されるはずである。しかしながら、ラットは餌の大きさの変化に伴い、餌場で餌を食べずに巣へ運搬するという行動を選択したのだから、そこには採餌効率や摂食動機づけの即時的充足とは異なる、別の要因が関わると考えるべきである。

それでは餌の大きさは、どのような要因と関わると考えるべきであろうか。本研究では、餌の大きさは、巣の外に身をさらす時間を変化させる大きな要因であるという点から解釈された。もし大きな餌を餌場で食べれば、ラットはそれだけ長い間巣の外に身をさらすことになる。一方、ラットが餌を巣へ運搬すれば、巣の外に身をさらす時間は餌場で餌を食べる場合よりも短くなる。したがって、餌を巣へ運搬することは、巣の外に長い間身をさらすことの回避であるとみなすことが可能である。ラットが摂食時間が短くてすむ小さな餌を餌場で食べ、摂食時間が小さな餌の10倍にも及ぶ大きな餌を運んだという事実は、この見解と矛盾しない。Lima et al.(1985)の提唱した潜在的な捕食危険は、動物が巣の外で過ごす時間の増加に応じて増大するから、餌が大きくなることに伴う餌運搬率の増加には、捕食危険の増大（餌場で摂食することによる巣外滞在時間の増大）が反映されていると考えることができる。

そのように考えた場合、複数餌場条件において中程度の大きさの餌だけが巣から遠くなるにしたがって運搬されやすかったことには、ラットが近くの餌場ではその場で食べたために巣の外に身をさらす時間が増大

し、その実時間を評価することにより、さらに長く巣の外に身をさらすことを避けようとする傾向が反映されたと考えられる。このことは、単数餌場条件と複数餌場条件の差異としてあげた、餌場の空間配置と餌の数という二つの相違のうち、餌場の空間配置すなわち餌場の先にさらに空間があるか否かが餌運搬率に影響を及ぼさなかったこと(実験3)と矛盾しない。なぜなら、もう一つの差異である餌(餌場)の数のほうが、ラットが最初の餌場で餌を食べ、次の餌場へ移動し、そこでも餌を食べるといった反応をとった場合に、ラットが巣の外に身をさらす時間を大きく増大させることになるからである。

餌場で食べられる小さい餌やすべて巣へ運搬される大きな餌に関しては餌運搬率に性差はなく、その中間に位置する中程度の大きさの餌の運搬率に関してだけ、雄よりも雌で高いという性差が認められた。100%運搬される大きさの餌に関しては、天井効果で性差が生じ得なかったのだろう。小さな餌と中程度の大きさの餌の運搬率に性差がみられたことには、雄よりも雌のほうが危険評価基準が厳しい、あるいは雄よりも雌のほうが摂食に要する時間が長いことが摂食時間の推定に反映された、という二つの可能性が考えられる。

餌が大きくなることに伴って餌運搬率が上昇することに関して、本節では巣の外で過ごす時間の中心的役割を果たす餌の摂食時間の”推定”が重大な影響を及ぼす可能性が示唆された。また、実験2の複数餌場条件の結果からはラットが実際に巣の外に身をさらした実時間の評価が餌への対処行動に影響を及ぼす可能性が示唆された。餌への対処行動の選択に際して、餌場滞在時間の推定に加えて、実際に餌場に滞在した実時間の評価の双方がどのように関係するかについて、餌の大きさや量を変化させることで餌場滞在時間を統制してさらに検討しなければならない。

第2節 複数の餌への対処行動

第1節で得られた実験1、2、3の結果から、ラットは餌を見つけるとその大きさをみて、そこで食べた場合に餌場で過ごす時間、言い換えれば巣の外に身をさらす時間の長さを推定し、その時間が一定時間を越すと、対処行動を餌場での摂食から巣への運搬に切り替えることが示唆された。巣から遠い餌場からの餌運搬率が増加したという実験2の結果からは、ラットが巣の外に身をさらした実時間の増加の知覚、評価もまた餌運搬率を増加させる可能性が示唆された。本節の実験4、5、6では、この餌場滞在時間の推定と実際に餌場で過ごした実時間の評価が、餌への対処行動の選択にどのように関わるのかについて検討する。

ラットは実験環境を自由に動きまわるから、巣の外に身をさらす時間を操作することは容易ではない。そのため、餌場滞在時間を統制する方法を工夫しなければならない。巣と外との間に障壁を置くことは一つの手段ではあるが、ラットが餌を巣の外で食べた場合に外で過ごすことになる時間を調節するためには、より自然に滞在時間の変化をもたらす操作を行うことが望ましい。そのような操作として、餌場に小さな餌を複数置く方法が考えられる。ラットは1個の小さな(たとえば0.045gの)餌ならば見つけた場所で食べることがわかっている。しかし、複数の小さな餌を食べ続けた場合、必然的に巣の外に身をさらす時間は長くなるはずである。したがって、ラットが餌場滞在時間の推定により対処行動を選択するのであれば、出会った餌が多数ならば運搬行動を選択し、少数ならば餌場での摂食を選択することが期待される。一方、実際に餌場で過ごした実時間の知覚、評価による影響の方が強ければ、最初は餌場で餌

を食べたとしても、それにより実際に餌場に滞在した時間が増加すると、途中で対処行動を変化させることが予測される。本節では、餌場に複数の餌を置く方法により巣の外に身をさらす時間をラットの自発的統制にまかせ、巣外滞在時間の推定と実際に滞在した実時間の評価が対処行動の選択にどのように関わるのかを検討する。

(1) 小さな餌の個数の影響 (1) (実験 4)

本実験では、総量がほぼ0.2g、1g、3gになるように、1個0.045gの餌の個数を変化させた場合の餌への対処行動を検討した。1個の餌の大きさを変化させた実験1、2、3から、0.045gの餌はすべてその場で食べられることがわかっているが、0.2gの餌に対しては運搬率が上昇するという結果が得られているので、小さな餌が複数ある場合に餌の総量の摂食時間の推定がなされれば、対処行動として運搬が選択されることが予測される。

方 法

被験体 Wistar-Imamichi系ラット雌10匹、雄11匹、計21匹を、体重を自由摂食時の90%にして用いた。

装置 実験2と同じ高架式直線走路を用いた。

餌材料 0.045gのペレットを用いた。総量の重さが0.045g、0.2g、1g、3gになるように、0.045gの餌の個数を1個、4個、22個、66個に設定した。

手続き 実験に先立ち、餌を置いた装置に1日20分ずつ14日間放置することでラットを餌と装置に馴化させた。

巣に投入されたラットは走路の端の餌場へ移動し、そこで餌を食べるか運搬するかといういずれかの餌への対処行動の選択を行って巣に戻る。この巣と餌場との1往復の行程を1試行とした。餌の個数(1、4、22、66個)と巣から餌場までの距離(2m、4m、6m)を組み合わせた12条件のうち、同一条件について5試行を1日で行い、計12日間ですべての条件について

対処行動を測定した。あわせて、餌の摂食量、餌場滞在時間が測定された。餌への対処行動は、1度でも特定の反応が示されたら記録した。たとえば餌4個条件の場合、最初の3個を餌場で食べ、最後の1個を巣へ運搬した場合には、1試行で2つの対処行動が生起したと記録された。餌場滞在時間は、ラットが巣を出て移動し、ラットの鼻が餌場に達してから体の向きを変えて巣に向かうまでとした。

結 果

餌の個数と巣から餌場までの距離を組み合わせた12条件における巣への餌運搬率をFig.4-1に示した。

Fig.4-1から、餌が1個だけある場合に比較して、4個、22個、66個のときに運搬率が高くなることが示された。1個の小さな餌(0.045g)への対処行動として、例外なく餌場での摂食行動が選択されることは実験1~3ですでに示されているが、本実験で設定した複数の小さな餌には、対処行動として運搬行動が選択される場合が生ずることがわかった。

Fig.4-1から明らかなように、巣への運搬行動は雄ではほとんどみられず、雌だけにみられた。雌ラットは複数の小さな餌に出会うと、はじめは餌場でそれをいくつか食べたが、数個目の餌を運搬した。雄ラットは運搬せずに餌場で餌を食べ続けたが、餌場で全量を食べ尽くすわけではなく、食べ残して巣へ戻った。

雌の巣への餌運搬率について、餌の個数と巣から餌場までの距離の2要因の分散分析を行った。その結果、雌による巣への餌運搬率は、餌場にある餌の数が多いと上昇した($F=6.65$, $df=3, 27$, $p<.01$)。

本実験ではこれまでと異なり、ラットは餌場での摂食と巣への餌運搬

行動以外の対処行動をとる場合があった。すなわち、ラットは餌場で餌を口に入れて巣へ戻る途中まで運搬してそこで食べる行動と、巣へ戻りながら食べる行動とを示す場合が出現した。

それぞれの餌の数と距離に応じた餌場滞在時間をFig.4-2に示した。Fig.4-2から明らかなように、餌場滞在時間は餌が複数になると増加し、それは雌よりも雄ではるかに大きかったので、雌雄別に餌の個数と距離の2要因の分散分析を行った。その結果、雌の餌場滞在時間は餌の数が多いうちに長かった($F=4.05$, $df=3, 27$, $p<.05$)。雄の餌場滞在時間も餌の数が多いうちに長く($F=46.60$, $df=3, 30$, $p<.01$)、加えて距離が4mのときに特に長かった($F=3.59$, $df=2, 20$, $p<.01$)。まとめると、餌が複数になると、雌雄両方の餌場滞在時間が増加するが、それは雄において顕著であった。

餌の数と巣から餌場までの距離を組み合わせた12条件において、ラットが1試行中に摂取した餌の数をFig.4-3に示した。餌場滞在時間を示すFig.4-2と摂取した餌の数を示すFig.4-3が同様の変化を示すことからわかるように、餌場滞在時間はラットが摂取した餌の数に対応した。つまり、ラットが餌を食べている時間がすなわち餌場滞在時間であった。また実験2で検討した往復の移動時間の短さからみて、餌場滞在時間が巣の外で過ごす時間を大きく左右した。

1個の餌は必ず摂取されたので分析からはずし、それ以外の4個、22個、66個という餌の数、性、距離に関して、ラットが1試行中に摂取した餌の平均数の分散分析を行った。その結果、摂食数は雄で多く($F=51.29$, $df=1, 19$, $p<.01$)、餌が多数になると多かった($F=36.22$, $df=2, 38$, $p<.01$)。また22個、66個条件においては雌よりも雄の摂食数が多いという性と餌の数の有意な交互作用が認められた($F=21.10$, $df=2, 38$, $p<.01$)。雌は餌の数や距離にかかわらずほぼ一定数の餌を摂取しほぼ一定時間だけ餌場に滞在す

るが、雄は距離にかかわらず餌の数が増えると餌場で多数の餌を食べ、
 そのため餌場滞在時間が長くなることがわかった。

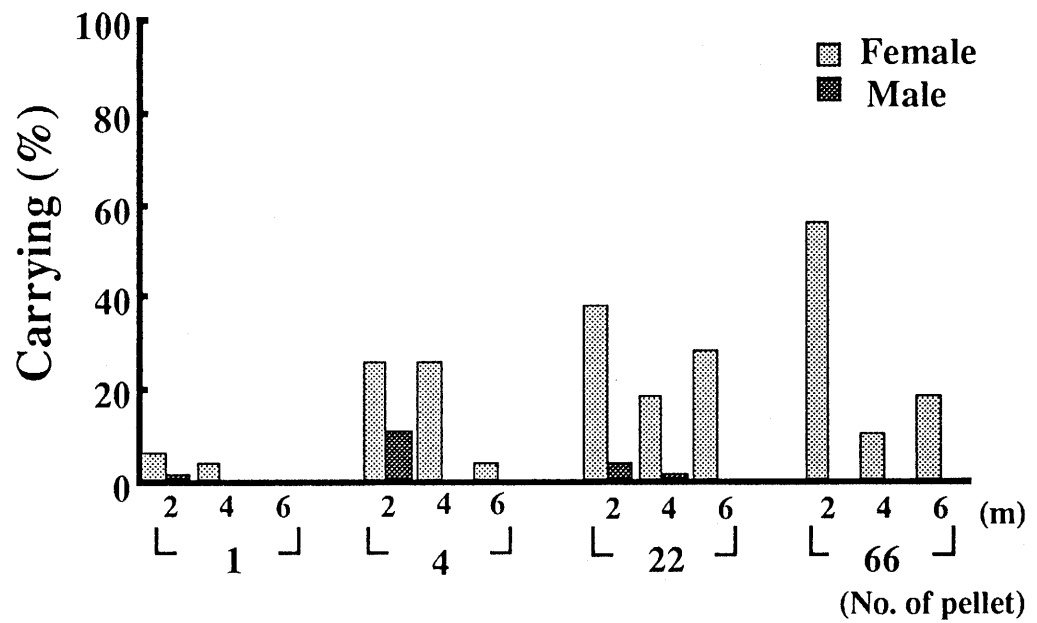


Fig.4-1. Mean percent carrying in each amount of pellet and distance combination in female and male rats.

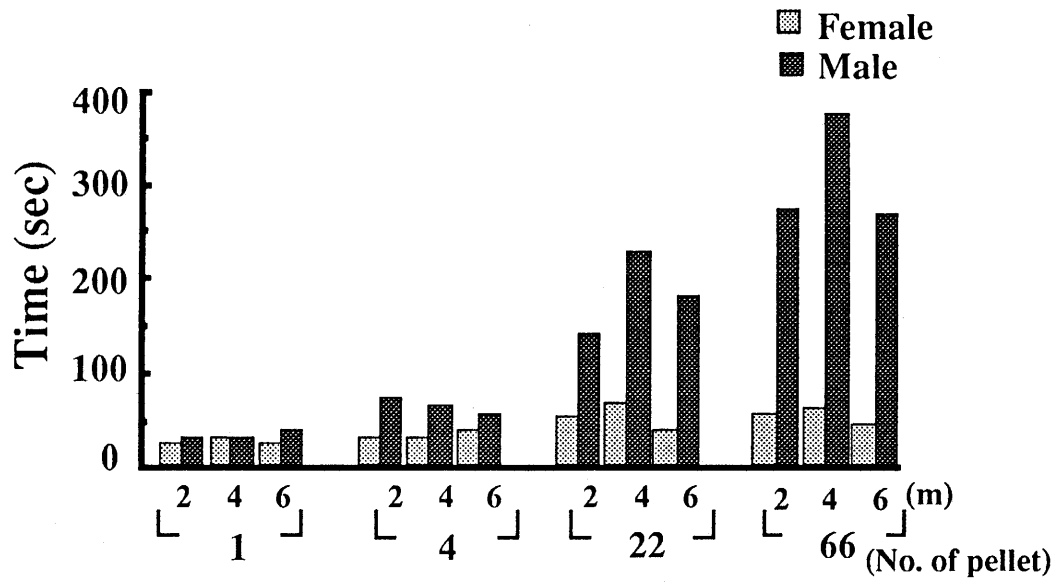


Fig.4-2. Mean time spent at the food-site in each amount of pellet (0.045g) and distance combination.

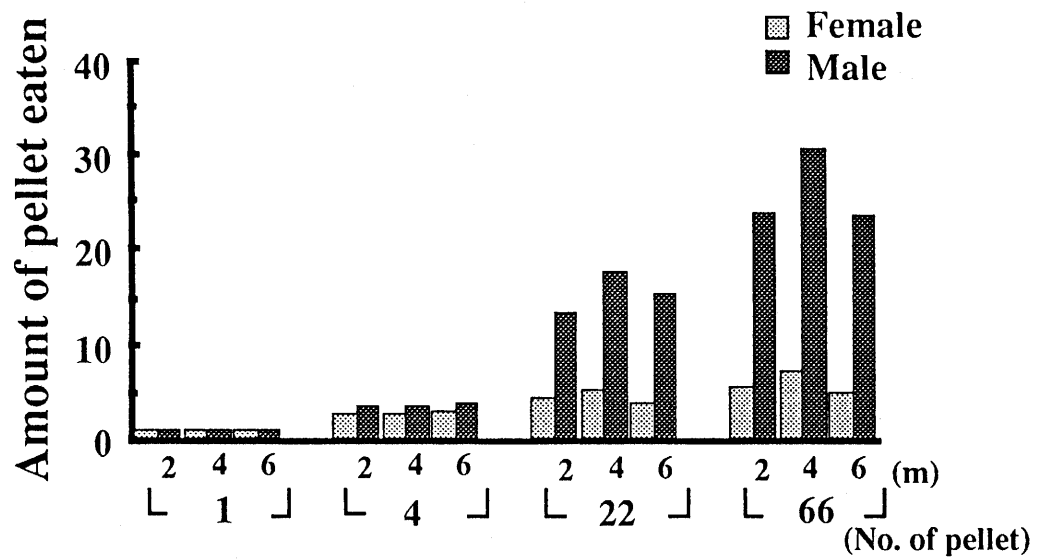


Fig.4-3. Mean amount of pellet eaten in each condition.

考 察

前節の実験1、2、3においては、ラットは餌の大きさから判断して、食べるのに20秒程度かかると推定される餌に出会うとそれを運搬するという対処行動を選択することが示唆された。ラットが餌場滞在時間の推定により餌への対処行動を選択するならば、4個以上の（餌場滞在時間が20秒以上になる）餌に出会うとただちに餌を運搬するはずである。しかし、本実験の結果、4個以上の餌に出会ったラットははじめから餌を運搬するわけではなく、餌場で餌を食べて20秒以上を費やすという、上記の予測とは異なる結果が得られた。したがって、ラットは餌の総量の摂食時間（餌場滞在時間）の推定だけによって対処行動を選択するとは言い難かった。

しかしながら、餌場滞在時間は対処行動にまったく関係しなかったわけではない。なぜなら、ラットは餌場で際限なく時間を費やしてすべての餌を食べ尽くしたわけではなく、数個目からはそれを運搬する傾向が見られたからである。この事実は、ラットは餌に出会うとただちに餌場滞在時間の推定を行い、それによって餌への対処行動を選択するわけではなく、はじめに餌を食べることにより実際に餌場で費やした実時間を評価し、それを勘案しながら、巢の外に滞在する時間が一定の値を越さないように制限を加えていることを示すと考えられる。

以上の結果から、ラットの餌への対処行動の選択は、餌場滞在時間の推定と、実際に餌場で過ごした時間の評価の両方の影響を受けると考えてよいと思われる。

また、実際に餌場に滞在した時間は雌では50秒程度、雄では50～400秒

程度であり、これまでの実験から餌運搬を生起させる推定摂食時間として示唆された20秒を大きく上回った。したがって、ラットの餌への対処行動に影響を与える餌場滞在実時間の基準値は推定による基準値とは異なり、前者は後者よりも大きいと思われる。

本実験では、性により餌への対処行動の選択の仕方に大きな違いがあることが示された。雌は複数の餌に出会うとはじめは餌場でそれを食べるが、数個目になると餌を運搬しながら巣へ戻った。その際、餌場に到着してから餌運搬を開始して巣へ戻るまでの餌場滞在時間は50秒程度でほぼ一定に保たれた。それに対して雄は、複数の餌に出会うと餌場で多量の餌を食べ続け、50秒～400秒を餌場で過ごした後で、餌を運搬せずに巣へ戻った。

餌場に滞在した実時間が餌への対処行動に影響を及ぼすという上記の見解にしたがうと、以上の結果から、雌は出会った餌の数にかかわらず一定の滞在実時間基準を用い、さらに摂食を続けた場合に餌場に滞在することになる時間を推定し、それを勘案して餌に対処するが、雄は餌場滞在実時間の基準が甘く、出会った餌の数に依存して許容する滞在実時間が変化することが示唆される。

巣の外に身をさらす時間が長いほど潜在的な捕食危険が増加すると考えられることは前節ですでに述べた。餌場滞在時間はラットが巣の外に身をさらす時間の一部であるから、餌場滞在時間が雄よりも雌で短いという事実は、捕食者の存在や匂い手がかりに対して、雄よりも雌の方がより多く危険評価行動(risk assessment behavior)あるいは防衛的行動(defensive behavior)をとる傾向があるというこれまでの報告(Blanchard, Yudko, Rodgers, & Blanchard, 1993; Klein, Lambert, Durr, Schaefer, & Waring, 1994; Shepherd, Blanchard, Weiss, Rodgers, & Blanchard, 1992; Shepherd,

Flores, Rodgers, Blanchard, & Blanchard, 1992; Shepherd, Rodgers, Blanchard, Magee, & Blanchard, 1993)と一致する。

最後に、本実験では、巣へ戻る途中まで運搬しそこで食べる行動と、餌を食べながら巣へ戻るという、実験1、2、3では生起しなかった対処行動がみられた。特に、1個ならばほぼ例外なく餌場で食べられる小さな餌が複数になると、1個の大きさからの判断（餌場での摂食）と総量の餌場滞在時間の推定（巣への運搬）との間でラットの選択に葛藤が生じ、それが巣へ戻る途中までの運搬行動とそこでの摂食という中間型の対処行動を生起させるものと思われる。

(2) 小さな餌の個数の影響 (2) (実験5)

実験4から、雌雄差が大きかったものの、小さな餌(0.045g)の総量が0.2g以上になると餌運搬行動が生じることが示された。本実験では総量が0.2g以下になるように小さな餌の個数を変えて、ラットの餌への対処行動を検討した。実験1~4の結果からみて、運搬行動は生じないか、運搬率が極めて低いことが予測される。

方 法

被験体 Wistar-Imamichi系ラット雌雄各10匹、計20匹を、体重を自由摂食時の90%にして用いた。

装置 実験2と同じ高架式直線走路を用いた。

餌材料 0.045gのペレットを用いた。

手続き 実験に先立ち、1日20分ずつ14日間、餌を置いた装置にラットを放置することで餌と装置に馴化させた。

巣に投入されたラットが走路の端の餌場まで移動し、そこで餌を食べるか運搬するかに対処行動を行って巣に戻るまでを1試行とした。実験は同一条件について1日につき5試行行われ、餌場に置く餌の個数(1、2、3個)と巣から餌場までの距離(2m、4m、6m)を組み合わせた9条件について行われた。各試行で餌への対処行動と餌場滞在時間が測定された。

結果と考察

餌の個数と巣から餌場への距離を組み合わせた9条件における餌運搬率をFig.5-1に示した。餌場にある餌の個数にかかわらず、出会った餌のほとんどは餌場で食べられた。餌運搬行動の生起率は非常に低く、餌の個数にかかわらずほぼ10%前後であった。

Fig.5-1にみられるように、巣への餌運搬行動の生起率は実験4で示されたそれよりも全般的にずっと低く、餌の個数と距離の影響を受けないことがわかった。また、雌でも雄でも運搬率は全般的に低いものの、雄よりも雌の運搬率が高かった($F=9.82$, $df=1, 18$, $p<.01$)。

巣へ戻る途中まで餌を運搬し、そこで食べる行動と、餌を食べながら巣へ戻る行動は、実験4と同様に本実験でもみられた。これらの行動は、特に複数の小さな餌に出会ったとき、ラットの対処行動の選択に葛藤が生じることを示していると思われる。

各条件における餌場滞在時間をFig.5-2に示した。餌場滞在時間はどの条件においても50秒を下回った。分散分析の結果、餌場滞在時間には餌の数に応じた有意な変化はみられなかった。餌が1、2、3個のときに餌場滞在時間がほぼ一定に保たれた事実から、ラットの摂食時間は3個までなら大きな差異がないか、あるいはラットが摂食時間に大きな差異を生じさせないように食べる可能性が示された。

以上の結果は、予測された通り総量が0.2g以下の複数餌に対しては餌場滞在時間の推定と滞在実時間の双方が基準値を下回り、ほとんどの場合に餌場での摂食が選択されることを示すものと考えられる。

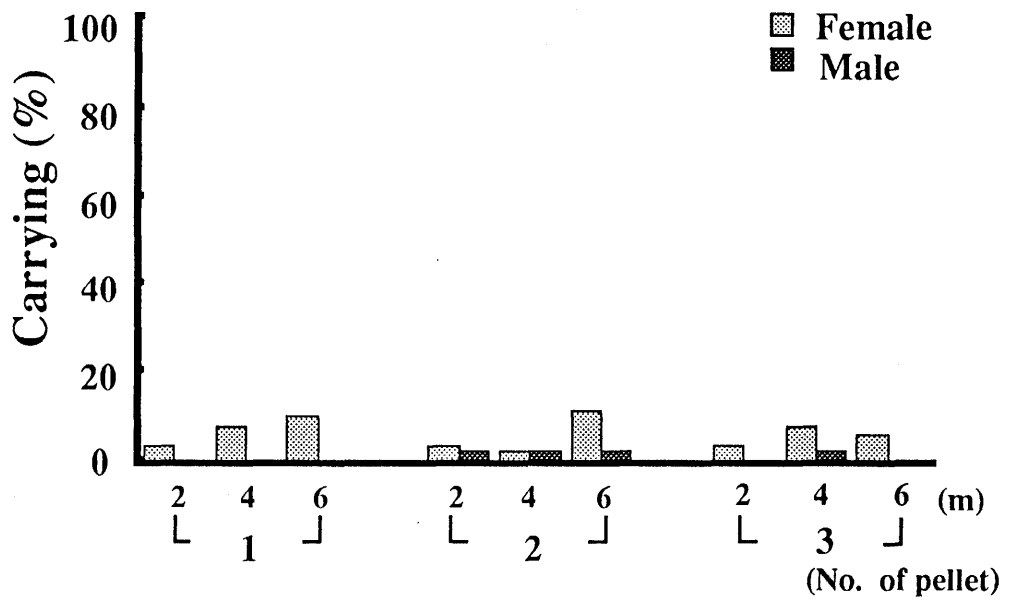


Fig.5-1. Man percent carrying in each amount of pellet (0.045g) and distance combination.

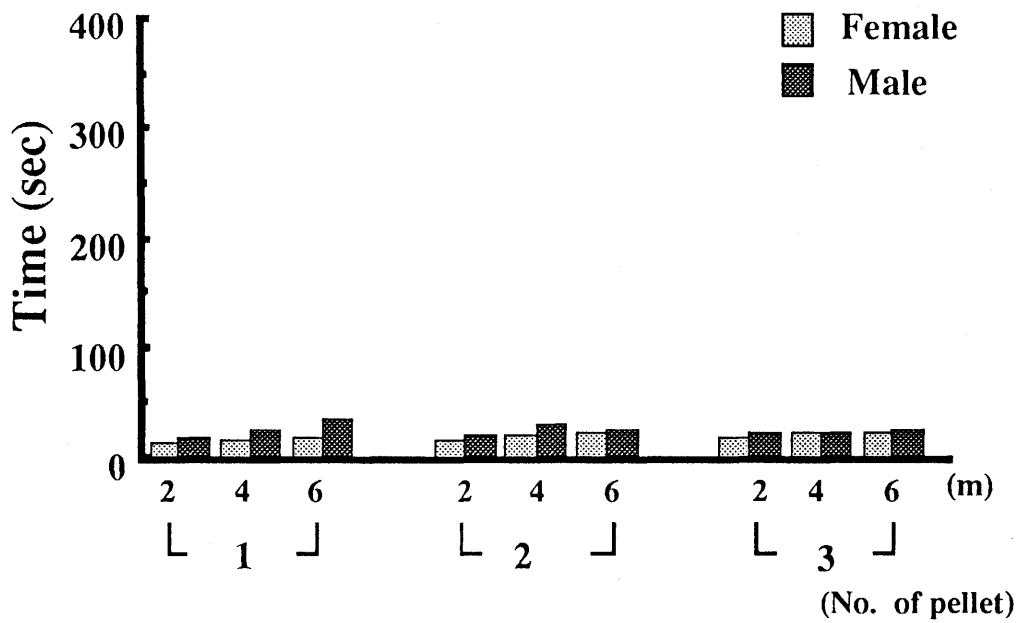


Fig.5-2. Mean time spent at the food-site in each amount of pellet (0.045g) and distance combination.

(3) 中程度の大きさの餌の個数の影響 (実験6)

0.2gの餌1個においても、小さな餌4個でその総量が0.2gのときも餌運搬率が上昇し始めたので、本実験では0.2gの餌に注目してその個数を1、2、3個に変化させて、餌の総量が0.2g、0.4g、0.6gになるようにしたときのラットの餌への対処行動を検討した。ラットが餌場滞在時間の推定により対処行動を選択するとしても、実際の餌場滞在時間の評価により対処行動を選択するとしても、0.2gの餌の場合には、餌の個数の増加は餌運搬率を増大させることが予測される。

方 法

被験体 Wistar-Imamichi系ラット雌10匹、雄9匹、計19匹を、体重を自由摂食時の90%にして用いた。

装置 実験2と同じ高架式直線走路を用いた。

餌材料 0.2gのペレットを用いた。

手続き 実験に先立ち、1日20分ずつ14日間、餌を置いた装置にラットを放置することで餌と装置に馴化させた。餌場に置く餌の個数を、1、2、3個に変化させた。餌の数(1、2、3個)と巣からの距離(2m、4m、6m)を組み合わせた9条件について、ラットの餌への対処行動を観察した。巣に置かれたラットが餌場へ移動し、餌場で餌を食べるか、巣へ戻る途中まで運搬するか、巣へ運搬するかのいずれかの対処行動を示して巣に戻るまでを1試行とした。実験は同一条件について1日5試行、9条件で計45試行行われた。餌への対処行動と、餌場滞在時間が測定された。

結果と考察

餌の個数と巣から餌場までの距離に応じてラットが示した巣への餌運搬行動の生起率を Fig.6-1 に示した。餌運搬率は餌が複数になると有意に上昇し ($F=6.09$, $df=2, 34$, $p<.01$)、雄よりも雌で高かった ($F=6.60$, $df=1, 17$, $p<.05$)。0.2g の餌は1個ならば運搬される場合と食べられる場合に分かれることが実験1、2、3からわかっているが、本実験の結果から、総量の摂食時間、すなわち餌場滞在時間の推定により運搬率が上昇したことがわかる。

ラットが餌に出会うとはじめから複数の餌を一度に口にくわえて運搬したのか、はじめに1個餌場で食べてから2個目の餌を運搬したのか、それぞれの餌への対処行動の様相が Fig.6-1 だけでは分からないので、2個、3個条件に共通な、1個目および2個目の餌の運搬率を Fig.6-2 に示した。なお、1往復の採餌行程を見るという実験手続き上、3個目の餌は採られる場合と採られない場合があったので、分析からはずした。Fig.6-2 からわかるように、それぞれの餌への対処行動には顕著な性差がみられた。雌では1個目、2個目の餌の運搬率に差がみられないのに対して、雄では1個目よりも2個目の餌の運搬率が高かった ($F=3.18$, $df=1, 17$, $p<.05$)。

複数の0.2g の餌に出会うと、雌は複数の餌を一緒に口に入れて運搬した。すなわち雌は1個目に対しても2個目に対しても餌運搬行動を示したことから、雌の餌への対処行動の決定には餌場滞在時間の推定が関わることを示唆される。一方、雄は出会った1個目の餌を餌場で食べ、2個目の餌を運搬するという行動を多く示したことから、摂食により増大した餌場滞在実時間の評価が対処行動の選択に重要な役割を果たしたことが

示唆される。餌場滞在時間(Fig.6-3)は餌場に置かれた餌の個数の増加に応じて有意に長くなり($F=4.43, df=2, 34, p<.05$)、雌より雄で有意に長かった($F=7.80, df=1, 17, p<.05$)ことはそれを裏付ける。

実験4、5では巣へ戻る途中までの運搬行動がみられたが、本実験ではラットは餌をその場で食べるか巣へ運搬するかのいずれかの対処行動だけを示し、巣へ戻る途中までの運搬行動を示さなかった。したがって途中までの運搬行動は、特に小さな餌が複数あるときにだけ生起する、摂食と運搬行動の葛藤を示す中間型の行動であったといえる。

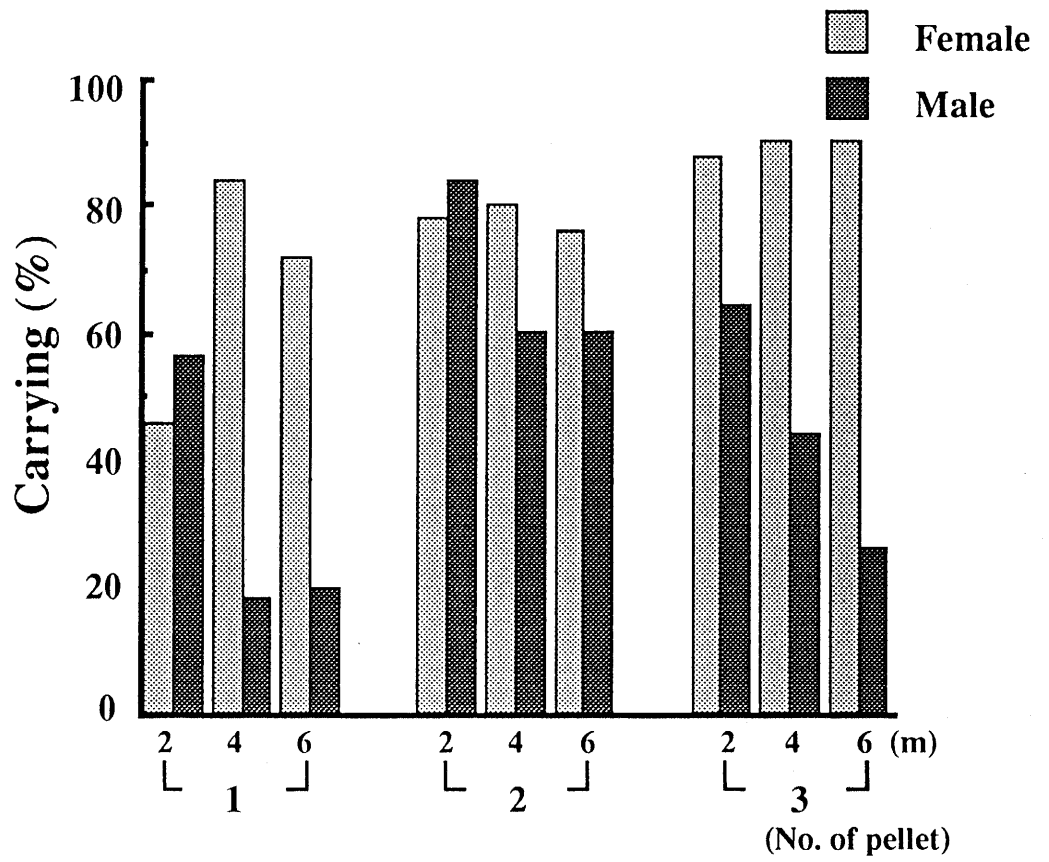


Fig.6-1. Mean percent carrying in each amount of pellet (0.2g) in female and male rats.

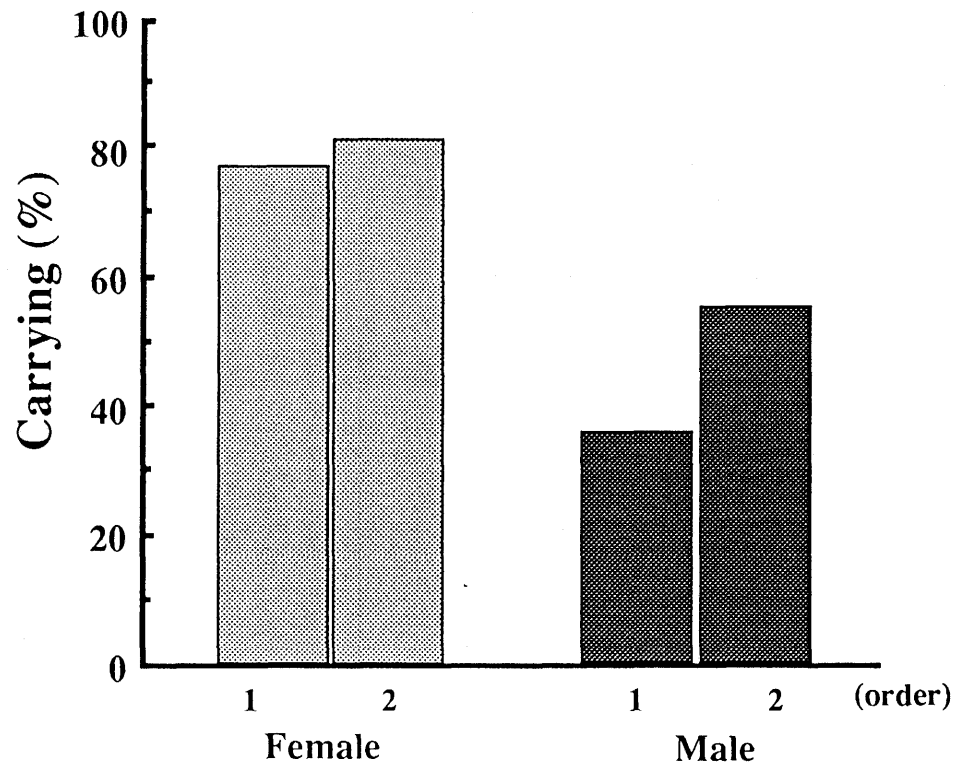


Fig.6-2. Mean percent carrying for the first and the second pellet in female and male rats.

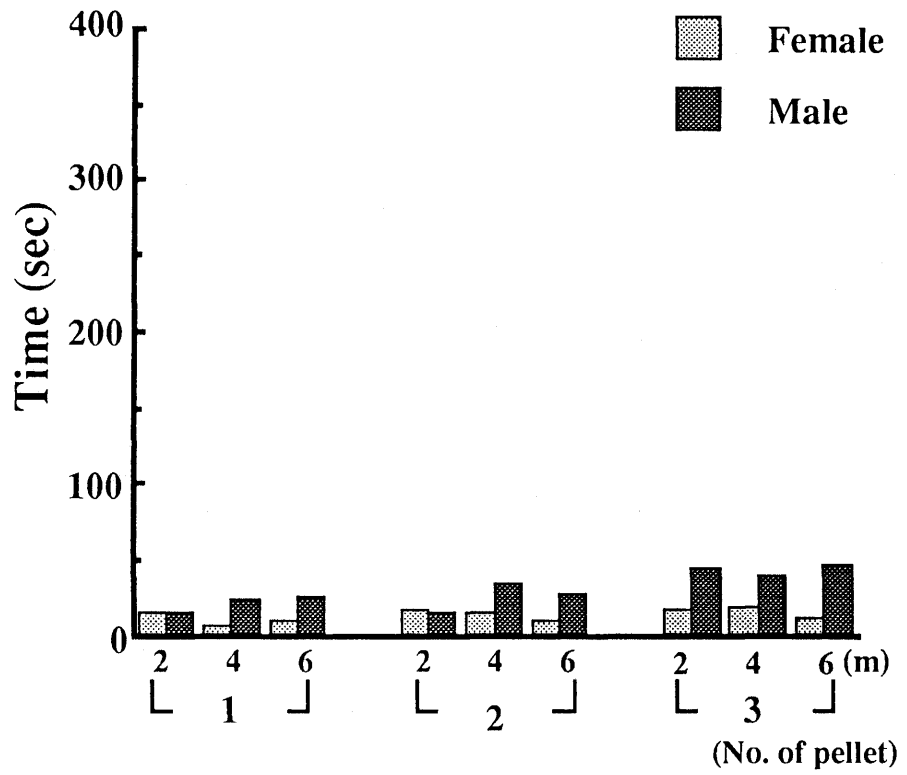


Fig.6-3. Mean time spent at the food-site in each amount of pellet and distance combination in female and male rats.

(4) 第2節のまとめと考察

ラットの餌運搬行動の生起には、ラットが巣の外で過ごすことになる時間が強く関与する可能性があることは前節で述べた。本節では、巣の外で過ごす時間の大部分を占めると考えられる餌の摂食時間を、ラットがどのように推定、あるいは評価するのかを検討した。その際、複数の餌を提示することで餌場滞在時間を操作して、それが餌運搬率に及ぼす影響を検討した。

本節の実験結果で重要な点は、通常はほぼ例外なく餌場で食べられる小さな餌が、複数になると運搬されるようになったことである(実験4)。つまり、ラットは総量の摂食時間を推定しながら餌への対処行動を選択することが示された。ただし、そこには実際にラットが餌場に滞在した実時間の評価も影響を及ぼすことが示唆された。餌場滞在時間を変えない程度に餌の数が変化した場合には餌運搬率の上昇がみられなかったこと(実験5)と、中程度の大きさの餌が複数になるとさらに運搬率が上昇したこと(実験6)は、この見解に一致する。

複数の小さな餌への対処行動の特徴の一つとして、巣へ戻る途中までの運搬行動が見られた。この行動は他の実験ではほとんど見られなかったことから、複数の小さな餌に対して特に表出される行動だと考えられる。複数の小さな餌への対処行動として、個々の餌の大きさからはその場での摂食が選択され、餌場滞在時間の増加からは運搬行動が選択されるから、餌の大きさ（餌場滞在時間の推定）と餌の数（実際に餌場に滞在した実時間の評価）の両者の間で葛藤が生じ、その結果として途中までの運搬行動が生じたものと思われる。

最後に、多量の小さな餌への対処行動は雌と雄で大きく異なっていた。餌場滞在時間の推定によると考えられる場合でも、実際に餌場に滞在した実時間の評価によると考えられる場合でも、雄よりも雌のほうが運搬行動を選択する傾向が強かった。ここで、餌を運搬せずに餌場で食べると、それだけ巣の外に長く身をさらさなければならないことと、巣の外に身を置くことにより生じる不安の向けられる対象は自然場面における捕食者にほかならないことを考慮すると、餌運搬行動が生起する餌の大きさの閾値が雄よりも雌において低いことは、捕食者の存在や匂い手がかりに対して、雄よりも雌のほうがより多く危険評価行動(risk assessment behavior)あるいは防御的行動(defensive behavior)をとる傾向があるという報告(Klein, Lambert, Durr, Schaefer, & Waring, 1994; Blanchard, Yudko, Rodgers, & Blanchard, 1993; Shepherd, Rodgers, Blanchard, Magee, & Blanchard, 1993; Shepherd, Blanchard, Weiss, Rodgers, & Blanchard, 1992)と合致する。雌は雄よりも防御的であり、外界の危険性の評価が厳しいことが、巣外滞在時間の許容時間が雄よりも雌で短いことにつながり、その結果として雌は雄よりも運搬行動を選択しやすい傾向を示したと思われる。

第3節 第2章の要約と考察

本章では、ラットによる餌への対処行動の選択に及ぼす外的要因の影響を検討した。はじめに、第1節においては、居住可能な半自然場面におけるラットの餌への対処行動が、非居住型の実験室場面において確実に再現できることが確認された(実験1、2)。

ラットの餌への対処行動の選択には、本実験で設定した程度の巣から餌場までの距離よりはむしろ餌の大きさが重要な影響を及ぼし、ラットは例外なく小さい餌(0.045g)を餌場で食べ、大きな餌(1g、3g)を運搬した(実験1)。また、その中間にある大きさの餌(0.2g)だと、ラットはそれを見つけた場所で食べる場合と、巣へ運搬する場合があった。したがって、0.2g近傍でラットは餌への対処行動を餌場での摂食から巣への運搬へ切り替えることが確かめられた(実験2)。

ここで重要なのは、餌の大きさの変化のもたらす何が餌運搬を生起させるのかという問題であった。餌の大きさが異なると、文字通り見かけの(知覚される)大きさや重さが異なり、また、その餌を食べるのにかかる時間(餌場で餌を食べる場合は餌場に滞在する時間)、餌1個の栄養量、運搬行動にかかるコストも異なる。

ラットの餌運搬行動の頻度は抗不安薬投与により低下すること(McNamara & Whishaw, 1990)から、ラットの餌運搬行動には不安が関与することが知られており、また、ラットは巣の外のオープンスペースに身をさらすと不安の兆候を示すこともわかっている(Hall, 1934; Broadhurst, 1958; 藤田, 1975; 1990)。したがって餌への対処行動として餌の運搬行動が選択される第一の要因として、巣の外に身をさらすことによる捕食不

安が考えられる。運搬行動を選択する場合と摂食を選択する場合とで最も大きく異なるのは、巢外滞在時間である。なぜなら、ラットが非常に大きい餌を餌場で食べれば、それを食べるのにかかる時間だけ、長い時間を巢の外で過ごさなければならないが、餌場で食べずに巢へ運搬すればその分だけ巢の外に身をさらす時間を短縮することができるからである。このように考えると、ラットの餌への対処行動の選択は、餌場で餌を食べるのに伴う巢外滞在時間に規定されていることが示唆される。ここで注意すべきことは、餌運搬行動の選択はラットが餌を食べる前になされるという点である。このことは、ラットが出会った餌の大きさから餌場滞在時間を推定して餌運搬という対処行動を選択することを意味している。

餌場単数条件ではなく餌場複数条件において巢と餌場の距離の増加に応じた餌運搬率の上昇がみられた(実験2)。この事実に関して、両条件には、餌場の先に空間が広がっているか否かという空間配置の差異と、餌場すなわち餌の数が異なっていたという2つの差異があった。このうち餌場の空間配置は実験2でみられた差異には関与しないことが確かめられたので(実験3)、もう一方の差異である、餌が複数あること、およびそれに対処することによりラットが巢の外に実際に身をさらす実時間が長くなることが餌運搬率に影響を及ぼすことが示唆された。

そこで第2節では、餌が複数ある場合のラットの餌への対処行動の変化を調べた。ここでは、個々の餌の大きさではなく、餌の個数を変化させて、ラットが餌の総量から餌場滞在時間をどのように推定するのか、また推定と実際に過ごした実時間の評価がどのように餌への対処行動に関わるのかを明らかにしようとした。ラットが複数の餌の総量から餌場滞在時間を推定し、それにより対処行動を選択するならば、総量が0.2g以

上になる餌に出会うとすぐに餌を運搬するはずである。また、餌を餌場で食べることによって増大する実際の餌場滞在時間の評価により餌への対処行動を選択するならば、実際に餌場に滞在した時間が一定の値を越えると運搬行動を開始するはずである。検討の結果、1個では通常は運搬されない小さな餌が複数になると運搬されるようになったこと(実験4、5)と、中程度の大きさの餌の運搬率も複数になるとさらに増大したこと(実験6)は注目に値する。これらの事実は、ラットが餌の総量から餌場滞在時間を推定することにより餌への対処行動を選択するという予測を裏づけるものである。ただし、実験4においても実験6においても、ラットが複数の餌に出会うとはじめは餌場で食べ、少し時間が経過してから餌運搬行動を選択するという行動がみられたので、実際に餌場に滞在した実時間評価もまた、餌への対処行動の選択に影響を及ぼすことが示唆された。

以上のように、本章の検討の結果、餌の大きさと餌の個数という外的要因の変化により変動する餌場滞在時間の推定と、実際に餌場で過ごした実時間の評価という2つの処理が、餌を餌場で食べるか、巣へ運搬するかを選択に関わることが明らかになった。また、大きく分けると雌は主に餌場滞在時間の推定により、雄は主に実際に餌場に滞在した実時間の評価により、餌への対処行動を選択する傾向が強いことが示唆された。このことは、雄よりも雌において捕食危険評価の基準が厳しいことを意味していると思われる。

餌への対処行動の選択に対して、本章では餌の大きさや個数といった外的要因が及ぼす影響を検討したのに対し、次の章では内的要因が餌への対処行動の選択にどのように影響を及ぼすかを検討する。餌への対処行動に関わる内的要因として最優先されると考えられるのは摂食動機づ

けである。摂食動機づけが高まる場合、見つけた場所での餌の摂食と運搬行動との間に通常よりも強い葛藤が生じると考えられるから、摂食動機づけの増加が餌への対処行動の選択に及ぼす影響は調べられて然るべきである。また、これまでのところ、小さい餌や中程度の大きさの餌の運搬行動を雄はほとんど選択せず、雌だけが選択するという一貫した結果が得られた。この事実には、許容される餌場滞在時間の基準が雄よりも雌で厳しいという解釈が可能であるが、そうした傾向はラットの発達中に出現するのか否か、また雌において特に評価が厳しいことにはどのような適応的意義があるのか追求されなければならない。雌に特殊な事象としては妊娠、出産、仔の養育が第一にあげられるため、内的要因として、それらの経験が餌への対処行動に及ぼす影響を調べることには意義がある。次の章では、餌への対処行動の選択に関わる内的要因として、特に摂食動機づけの影響と、発達、および妊娠、出産、仔の養育の影響を検討する。

第3章

餌への対処行動を規定する内的要因

前章では、餌への対処行動の選択に及ぼす生体外の要因の影響が検討された。本章では、餌への対処行動の選択に関わる内的要因として、特に、(1)餌を得ることに関わるものが必至である摂食動機づけと、(2)餌への対処行動の発達的变化、そして(3)餌への対処行動に関わる雌の特殊性を取り上げることとする。

餌をその場で食べるか、その場で食わずに他の場所へ運搬するかという餌への対処行動の選択は、餌の即時摂食か数秒（運搬時の移動時間）の遅延後の摂食かの選択であると言い換えることができる。したがって摂食動機づけが増大する（空腹度が増す）と、餌をその場で食べる即時摂食が増大すると予測できる。第1章で述べたように、ホーディングの文脈では空腹度の影響は数多く検討されてきたが(Morgan, Stellar, & Johnson, 1943; Herberg & Blundell, 1970; Herberg & Stephens, 1977; Wolfe, 1939; Licklider & Licklider, 1950)、餌への対処行動の選択そのものへの影響は明らかにされていない。

性の要因は、一見すると餌への対処行動の選択に直接には関係しないように見える。しかし、これまでの検討の結果、雌のほうが雄よりも餌を運搬しやすいことが一貫して示された。餌運搬行動の選択には餌場滞在時間すなわち餌の摂食時間の推定値が強く関わり、それが巣の外に身をさらす時間、すなわち潜在的な捕食危険に関連するからであると思われる。したがって、これまでに得られた餌への対処行動の性差には、雄よりも雌のほうが餌を食べるのにかかる時間が長いことが関与した可能

性と、雄よりも雌の方が防御傾向が強いこと(Blanchard, Blanchard, Tom, & Rodgers, 1990; Shepherd, Flores, Rodgers, Blanchard & Blanchard, 1992)が反映された可能性が考えられる。この点についてさらに検討が必要なので、餌への対処行動の性差が発達のどの段階で生じるのについて検討する。さらに雌は雄より運搬行動をとりやすいことが、妊娠、出産に関連してどのように変化するのかについても検討を加える。

第1節 空腹時の餌への対処行動

摂食動機づけの影響（実験7）*

前章の実験結果から、餌場滞在時間の推定と実時間の評価という処理が餌への対処行動の選択に重要な役割を果たすことが示唆された。餌への対処行動を、餌を食べる時期に注目して言い換えると、餌を見つけてすぐ食べる（即時摂食）か、運搬してから食べる（遅延後摂食）かの選択であるといえる。この選択に際して、摂食動機づけが高まれば即時摂食を選択する割合が高くなることが予想される。本実験においては、餌への対処行動の選択に、摂食動機づけの昂進がどのような影響を及ぼすのかを検討した。

方 法

被験体 Wistar-Imamichi系ラット雌14匹と、雄15匹、計29匹を用いた。このうち雌雄各7匹の体重を自由摂食時の90%に、残りの雌7匹、雄8匹の体重を自由摂食時の80%になるように給餌を制限し、それぞれ弱空腹群、強空腹群とした。給餌制限中、餌をまいた装置に1日20分間ずつ14日間から21日間放置して、餌と装置に馴化させた。実験期間中は被験体を規定の体重に維持した。

装置 実験2と同じ高架式直線走路を用いた。

*実験7の一部は中津山・富原(1994)として既に公刊された。

餌材料 0.045g、0.2g、1gの餌を用いた。

手続き 巣に投入されたラットが移動して餌場に達し、餌場で餌を食べるか、食べずに運搬するかといういずれかの対処行動を示して巣に戻るまでを1試行とした。試行中、餌への対処行動、移動速度、巣を出るまでの潜時が測定された。両群の全被験体が、餌の大きさ3条件(0.045, 0.2, 1g)と巣から餌場までの距離3条件(2m, 4m, 6m)を組み合わせた全9条件を経験した。これらの9条件の提示順序は被験体ごとに異なるように設定された。各被験体は同一条件について1日5試行、全9条件で計45試行を経験した。

結 果

各条件における各群のラットの餌運搬率の平均値をFig.7-1に示した。Fig.7-1からわかるように、餌運搬率はこれまでと同様に、距離の変化にかかわらず、餌が大きくなると有意に上昇した($F=156.62$, $df=1, 25$, $p<.01$)。また、餌運搬率は雄よりも雌で有意に高かった($F=38.15$, $df=1, 25$, $p<.01$)。0.2gだけでなく1gの餌においても性差が顕著に認められた点はこれまでの結果と異なるものであったが、雌雄ともに餌が大きくなるにしたがって餌運搬率が上昇したという点は、本研究のこれまでの実験結果に一致する。ところが、強空腹群と弱空腹群において餌運搬率は同程度の値をとり、そこには有意な差異は認められなかった。すなわち、摂食動機づけの増大は餌の即時摂食に影響を及ぼさなかった。

各条件における移動速度をFig.7-2に示した。行きの移動速度は餌の大きさの変化にかかわらず同程度であり、帰りは餌が大きくなると有意に速くなった($F=61.45$, $df=2, 50$, $p<.01$)。この結果は前章の実験結果と同様

であった。また移動速度は、往復ともに雄よりも雌において有意に速かった(行き $F=50.75$, $df=1, 25$, $p<.01$ 、帰り $F=126.78$, $df=1, 25$, $p<.01$)。本実験で特に注目した摂食動機づけについてみると、移動速度に関しては強空腹群と弱空腹群の間に有意な差異は認められなかった。すなわち、摂食動機づけは採餌中の移動速度にも影響を及ぼさなかった。

巣から外に出る潜時をみると、Fig.7-3が示すように弱空腹群よりも強空腹群が($F=27.77$, $df=1, 25$, $p<.01$)、また雄よりも雌が($F=15.00$, $df=1, 25$, $p<.01$)、採餌のために早く巣から出て行く傾向があることがわかった。すなわち、摂食動機づけの増大は、採餌行動の始動部分には影響を及ぼしたといえる。

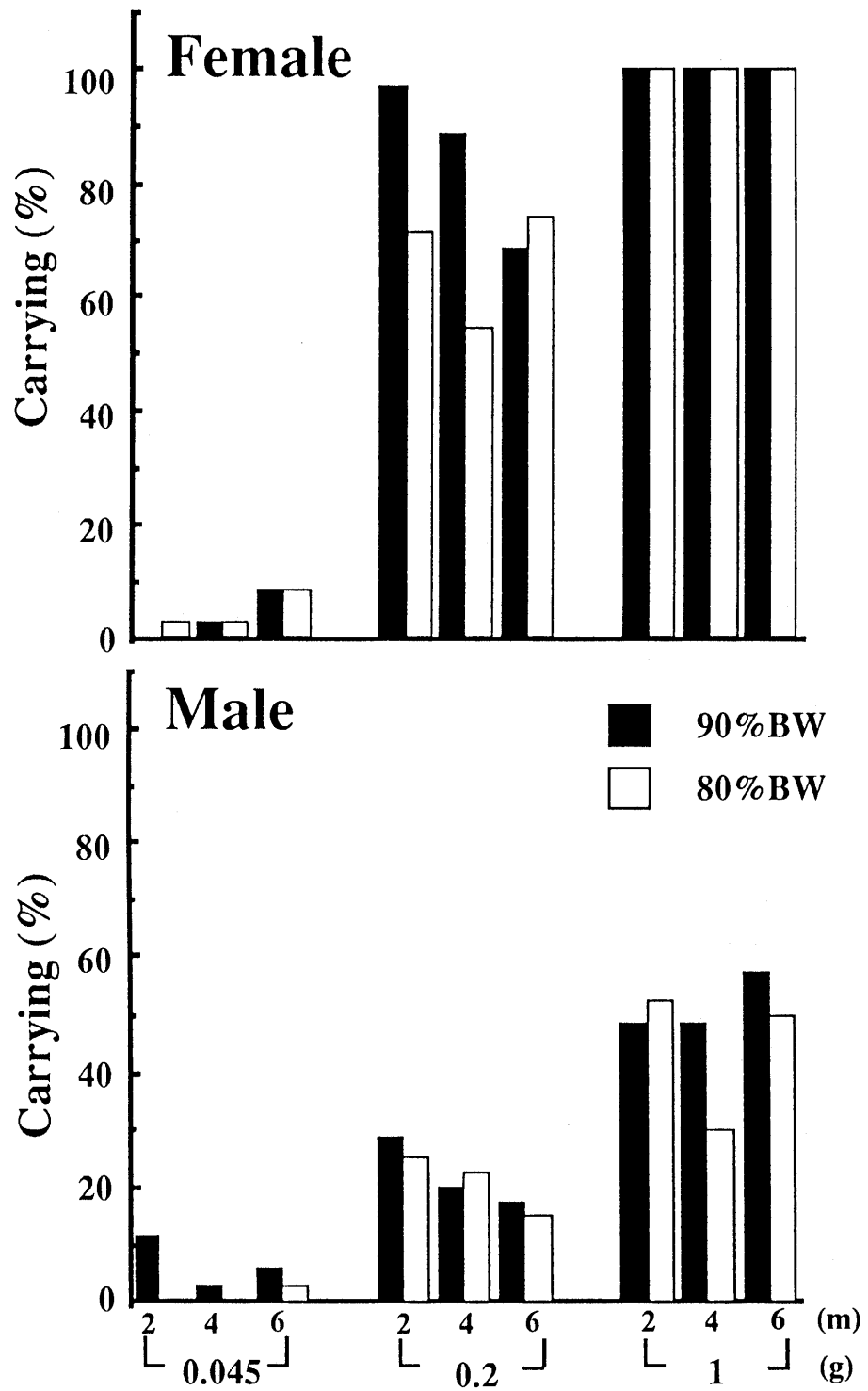


Fig.7-1. Mean percent carrying in each body weight (BW) group in female rats (the top panel) and male rats (the bottom panel).

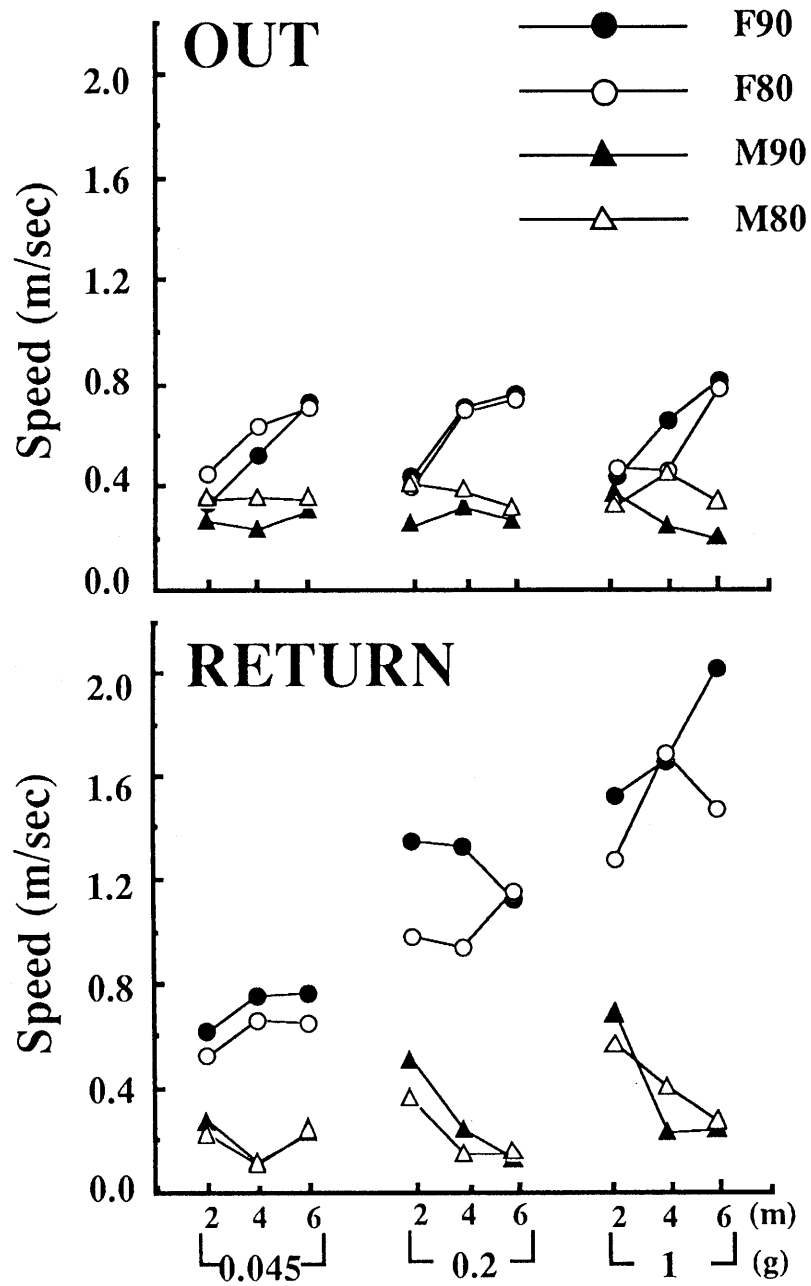


Fig.7-2. The top panel shows the travel-out speed and the bottom panel shows the travel-return speed. F, M, 90, and 80 stand for female, male, 90%, and 80% body weight, respectively.

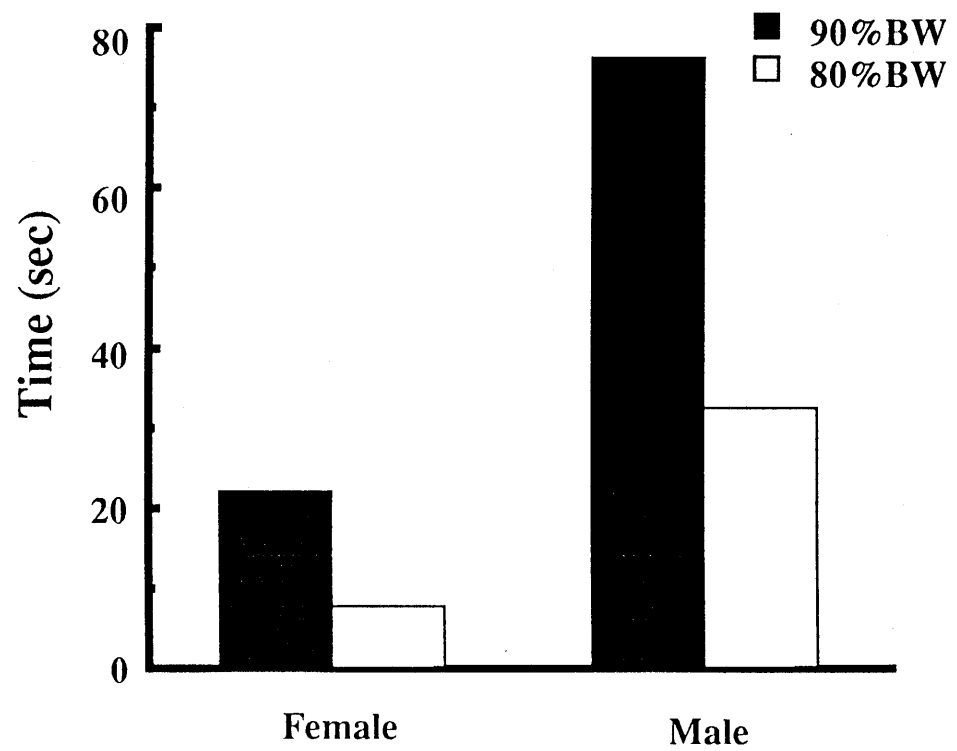


Fig.7-3. Mean latency to enter the alley segment in each group.

考 察

本研究でとりあげた餌への対処行動の選択とは、餌場での餌の即時摂食か、遅延（運搬）後の摂食かの選択であるともいえる。空腹度が増大すると、餌への対処行動として巣への餌運搬行動（遅延後摂食）よりも餌場での摂食行動（即時摂食）のほうが優勢になることは容易に予測される。ところが、本実験の結果、摂食動機づけは餌への対処行動の選択にまったく影響を及ぼさず、また、巣と餌場間の移動速度にも影響を及ぼさなかった。これらの事実は、摂食動機づけの昂進が餌への対処行動の選択と巣外での移動行動の維持には関与しないことを意味する。

しかしながら、摂食動機づけは採餌行動全体にまったく関与しないわけではなかった。摂食動機づけの昂進は、ラットが採餌のために巣の外へ出かける潜時を短縮させるという促進的な影響を及ぼした。この点は、摂食動機づけの増大はラットの活動性を高めるという報告(Whishaw & Tomie, 1989)、および、摂食動機づけが強くなると、ラットが運んだ餌を運搬直後に食べる傾向が強くなるという報告(Morgan, Stellar, & Johnson, 1943; Phelps & Roberts, 1989)と矛盾しない。

以上を考慮すると、摂食動機づけは採餌行動の一部（採餌行動の始動）を促進するが、巣外での移動行動には影響を及ぼさず、また、餌への対処行動の選択に影響を及ぼさないという結論が導かれる。したがって餌への対処行動の選択は、摂食動機づけとは異なる機制の下にあると考えてよい。

第2節 餌への対処行動の性差と雌の特殊性

(1) 餌への対処行動の発達的变化 (実験8-1)

これまでの各実験において、成体ラットにおいては(1)餌運搬率は餌がある程度以上に大きくなると増大し、また(2)餌運搬率は雄よりも雌において高いことが示されてきた。

本実験では、(1)餌への対処行動の発達的变化を検討し、あわせて(2)餌への対処行動の性差が発達にともなってどのように出現するかを検討する。

方 法

被験体 Wistar-Imamichi系ラット雌雄各8匹ずつ、計16匹を用いた。実験開始まで23時間の餌剥奪を行った。

装置 実験2で用いたのと同じ高架式直線走路を用いた。ただし、若齢ラットを装置に容易に馴化させるため、走路部の長さを2mに固定した。

餌材料 0.045g、0.1g、0.2gの3種類の餌ペレットを用いた。仔ラットが成体とは異なる対処行動を示す可能性を考慮して、これまで用いなかった0.1gの餌を追加した。

手続き 実験に先だって、餌を置いた装置に1日20分ずつ14日間ラットを放置し、餌と装置に馴致した。巣へ投入されたラットは餌場へ移動し、そこで餌を食べるか、食べずに巣へ運搬するかの対処行動を行って巣へ戻る。巣と餌場との1往復を1試行とした。餌の大きさ3条件のそれぞれ

について連続5試行、計15試行が1日で行われ、餌への対処行動が測定された。餌の大きさを変化させる順序は被験体内、被験体間で変えた。ラットはこの手続きで5、6、7、8週齢時に15試行ずつ、計60試行を経験した。

結果と考察

5週齢時と6週齢時の餌運搬率、7週齢時と8週齢時の餌運搬率はそれぞれ同じ程度であったので、餌運搬率について前後半2週分ずつ平均値を算出し、それをFig.8-1に示した。

はじめに発達的变化に限ってみると、Fig.8-1にみられるように、0.045gと0.1gの餌運搬率は発達に伴ってやや低下したが、0.2gの餌運搬率は週齢にかかわらず高いままに保たれた。全体として5-6週齢から7-8週齢にかけてははっきりした変化は認められなかった。しかし観察された5-8週齢の運搬率をまとめて見渡すと、それは全般にこれまでに得られてきた12週齢の成体ラットの餌運搬率を大きく上回るものであった。これまでの成体の実験では用いなかった0.1gの餌を除き、それ以外の大きさの餌について、12週齢の成体ラット(実験2、Fig.2-2参照)と5-8週齢のラットの餌運搬率を比較してみる。0.045gの餌運搬率は成体ラットでは10%以下であるのに対して5-8週齢では30%程度であり、0.2gの餌運搬率は成体ラットでは60%程度であるのに対して5-8週齢では100%近い値であった。つまり、同じ大きさの餌に対して、成体ラットと発達期のラットとでは異なる対処行動が選択されることがわかった。

この結果について、ラットは発達期には成体時よりも捕食危険評価に関して厳しい基準を持つことが反映された可能性があるが、別な可能性として、ラットの身体的成長にともない、各週齢のラットの体の大きさ

に対する餌の相対的な大きさが異なる点がある。相対的な大きさの変化の意味するところには、知覚される大きさ、知覚される重さ、栄養量、消化に要する時間など様々な要因が絡むが、そのうちの一つに餌の摂食時間の違いがあげられる。

本研究がこれまで示唆してきたように、捕食危険の評価には、摂食により巢外に身をさらす時間の推定と、実際に摂食にともなって巢の外に身をさらした実時間の評価が重要な影響を及ぼすと考えられる。ラットが身体成長にともない同じ大きさの餌の摂食時間を必然的に短縮させると考えると、5-8週齢のラットと成体ラットの餌運搬率の差異は、対処行動の選択基準の差異というよりもラット自身が餌を食べ終わるのに要する時間の差異を反映している可能性がある。

性差に注目すると、Fig.8-1にみられるように運搬率の性差には明確な発達的变化はみられなかった。しかし、0.045gと0.1gの餌については、雌の運搬率は5-6週齢時と7-8週齢時に変化がないが、雄の運搬率は5-6週齢時よりも7-8週齢時に低下することにより性差が顕著になった($F=5.92$, $df=1, 14$, $p<.05$)。ただし、この傾向は0.2gの餌については見られなかった。5-8週齢時の0.2gの餌の運搬率は、これまでに得られた成体の餌運搬率とは異なり非常に高く、成体における1gの餌の運搬率にはほぼ一致した。成体の1gの餌への対処においても性差はみられなかったので、餌が一定量以上の大きなものになり、運搬率がきわめて高い場合に性差が認められないという点はこれまでの結果と同様である。

性差に関して要約すると5-8週齢においては雌の運搬率は発達を通して高く保たれるが、雄の運搬率が発達にともない大きく低下するという形で生じることが示された。この結果は、雌の捕食危険評価が発達を通して厳しいまま保たれるのに対して、雄の捕食危険評価の基準は発達に

ともなってゆるめられることを反映すると思われる。ただし、仔ラットの体が成体ラットの体よりも小さいのと同様に、雌は雄よりも体が小さいことが摂食時間に影響し、それが餌への対処行動の選択に影響を及ぼす可能性も検討すべき課題として残されている。

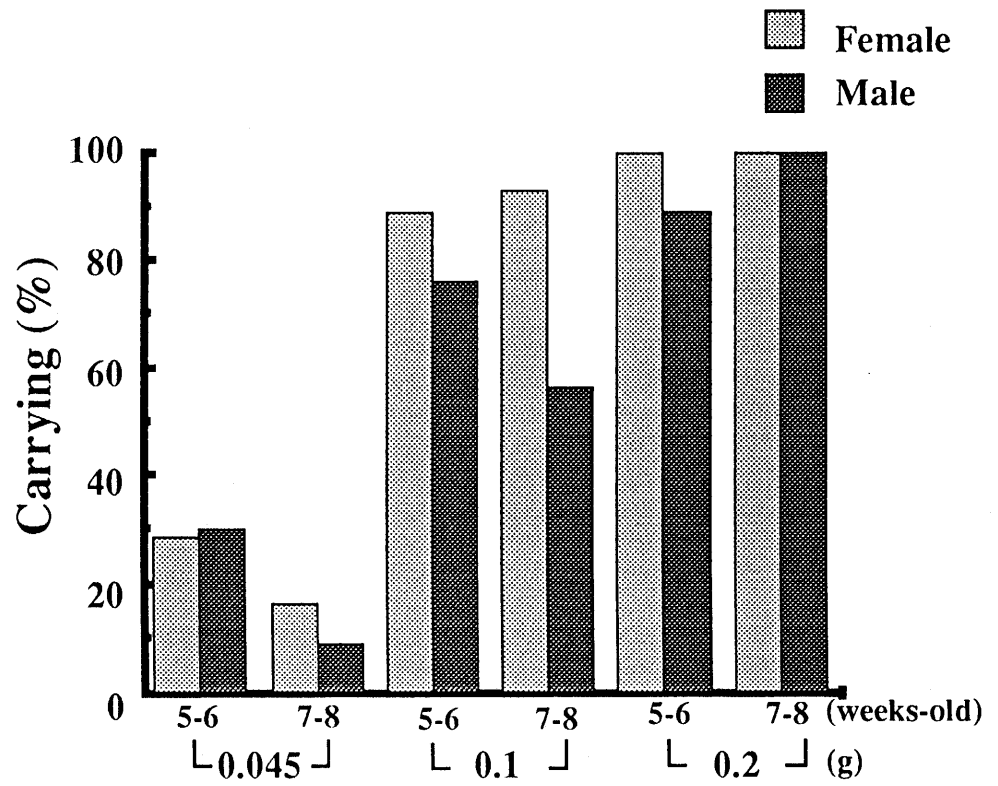


Fig.8-1. Mean percent carrying for each sized food and each age.

(2) 餌の摂食時間の発達的变化 (実験8-2)

実験8-1において、発達期のラットの餌運搬率が成体ラットの運搬率よりも高かったことに関して、ラットが身体的成長によって餌への対処行動の選択基準を変化させるというよりはむしろ、身体的成長に伴い、餌を食べるのに要する時間のほうが変化し、基準となる時間は変化しないと解釈された。また、これまでの各実験において雄よりも雌で運搬率が高かったことについても、身体が大きさが摂食時間に影響を及ぼしたためかどうか検討されなければならない。

本研究ではこれまで、ラットが餌を食べるのに要する時間の推定と実際に要した時間の評価とによって、餌への対処行動を選択するという解釈を維持してきたので、ラットが餌を食べるのに要する時間が発達的にどのように変化するかを検討する。

方 法

被験体 Wistar-Imamichi系ラット雌雄各10匹ずつ、計20匹を用いた。実験開始まで23時間の餌剥奪を行った。

装置 5連式の金網製個体ケージを用いた。

餌材料 0.045g、0.1g、0.2gに切った飼料を用いた。

手続き ラットは5週齢から毎週1度、実験開始23時間前から餌を剥奪されるとともに個体ケージに投入された。実験時には、3種類の大きさの餌を個体ごとに異なる順序で1個ずつ与え、ラットが餌1個を食べ終えるのにかかる時間を測定した。実験は餌の大きさごとに1試行だけ行った。したがってラットは3種類の大きさの餌で計3試行を経験し、5週齢から8

週齢まで週に1度ずつと、12週齢時とで、計15試行を経験した。

結果と考察

Fig.8-2に摂食時間の発達的变化を示した。実験8-1の結果と対応させるために、5-6週齢と7-8週齢についてはそれぞれ2週の平均値を表示した。餌の摂食時間は身体成長にともない短縮され、雌よりも雄で短いことがFig.8-2からわかる。分析の結果、週齢が増すと摂食時間は有意に短くなり($F=85.25$, $df=1$, 18 , $p<.01$)、雌よりも雄で有意に短いことが確かめられた($F=12.28$, $df=1$, 18 , $p<.01$)。これらの結果は、同じ大きさの餌を食べる際、体が小さい仔ラットは成体ラットよりも、また雌は雄よりも長い時間を要することを示している。

本実験で調べた餌の摂食時間を、実験8-1で示された餌運搬率と対応させると、実験8-1において5-8週齢では0.1g、実験2において12週齢では0.2gという異なる大きさの餌に対して、同じ60-80%程度の運搬率が示された。一方、それに対応する餌の摂食時間をみると、5-8週齢のラットの0.1gの餌の摂食時間は、12週齢のラットの0.2gの餌の摂食時間と同じ約30秒であり、ほぼ同じ時間であるといえる。つまり、5-8週齢のラットと12週齢のラットの餌運搬率は、餌の絶対的な大きさではなく、餌の摂食時間に対応していたといえる。餌を食べるのに要する時間が長ければ、餌を餌場で食べた場合に巣の外に身をさらす時間が長くなるから、本実験の結果と実験8-1の結果を考えあわせると、摂食時間の推定と評価が重要であるという解釈をさらに強固にすると思われる。

雄よりも雌の方が餌を食べるのに要する時間が長いことは、雄よりも雌の方が運搬率が高いことと対応したので、餌への対処行動の性差の一

部分は摂食時間の性差によって説明できた。しかし、発達にともない雄の運搬率は雌とは異なり大きく低下したが、餌の摂食時間に関してはそうした傾向はみられなかった。したがって餌への対処行動の性差は餌の摂食時間の性差だけでは説明できず、これまで指摘してきたように雄よりも雌のほうがもともと防御性が強いことが重要な影響を及ぼしていると考えてよいように思われる。その場合、雌で防御性が高いことは、雌に特殊な事象である妊娠、出産、育仔などと多く関連することが予想される。この点については次の実験で検討する。

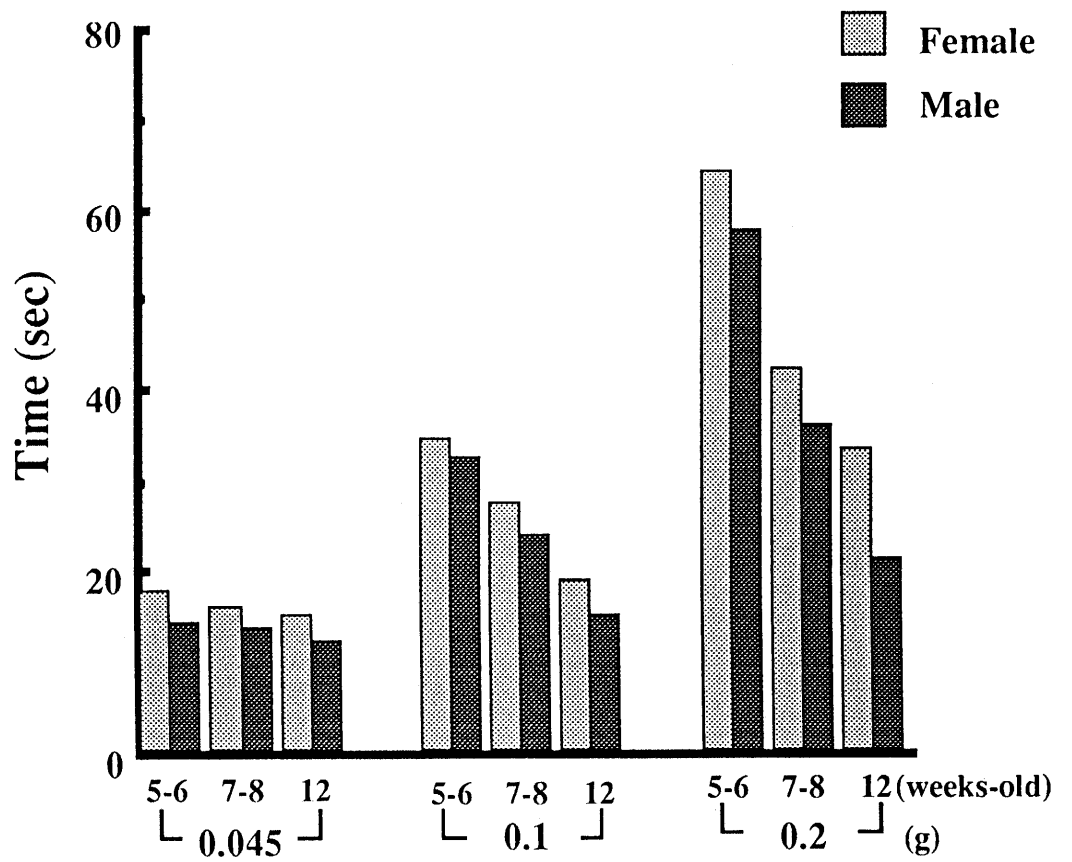


Fig.8-2. Mean time needed to eat each sized food at each age.

(3) 妊娠・出産の影響 (実験9)

実験8から、雌の防御性はもともと雄より強く、それが餌への対処行動に反映されるとみてよいことが示された。雌が雄と決定的に異なるのは妊娠、出産を経験することであるから、本実験では雌に特殊な事象である妊娠、出産、仔の養育の各時期を通して、雌ラットの餌への対処行動の変化を調べようと試みた。雌自身と仔の生命維持を確実にするという意味で、妊娠期および授乳期には餌運搬行動が選択される比率は増大すると予測することが可能である。

方 法

被験体 90日齢のWistar-Imamichi系雌ラット1匹を用いた。実験期間中、1日1時間だけ餌を与えるという方法で給餌を制限した。

装置 実験2と同じ高架式直線走路を用いた。これまでの実験から、巣と餌場との距離の変化は餌への対処行動の選択には強く影響を及ぼさないことがわかっているので、走路部の長さを6mに固定した。

餌材料 0.045gと0.2gのペレットを用いた。これらの大きさの餌を用いたのは、それらがこれまでの実験結果において雄よりも雌で運搬行動が多く起こる代表的な大きさの餌だったからである。

手続き 実験に先立ち、1日につき20分ずつ14日間、餌を置いた装置にラットを放置して餌と装置に十分に馴化させた。実験の際、巣に投入されたラットが、走路部の先端へ移動し、餌場に置かれた餌(1試行につき1個)をそこで食べるか、それを運搬するかのいずれかの対処行動を示して巣に戻るまでを1試行とした。各試行において、ラットが巣の外へ出

るまでの潜時と、ラットが餌場で示した餌への対処行動を記録した。潜時は、被験体の空腹度を反映する測度として用いた。0.045gの餌と0.2gの餌についてそれぞれ1日5試行行い、1日計10試行(1セッション)行なった。実験は隔日で、非妊娠期に3セッション、妊娠期に9セッション、授乳期16セッション行った。

被験体は装置馴化を行う時からステンレスケージで個別飼育され、非妊娠期の3セッションの終了後にそれぞれのケージに雄1匹を入れることで交配された。プラグにより妊娠が確認されると、雌ラットだけが透明クリアケージに移され、そこで飼育された。翌日から妊娠期のセッションが開始された。妊娠期の9セッション終了後数日経過して、仔の出産が確認されると、その翌日から授乳期の実験が16セッション行われ、合計28セッションで実験が終了した。授乳期のセッションでは、母ラットだけをケージから取り出して実験を行った。仔はその間に体温低下により死亡することのないよう、脱脂綿と白熱灯で暖められた。

結 果

被験体16匹のうち13匹が妊娠、出産したので、13匹についての資料を得た。餌運搬率と巣から出るまでの潜時について、非妊娠期の3セッションの平均値、妊娠期の9セッションの平均値、授乳期の16セッションの平均値をそれぞれ算出し、分析に用いた。

非妊娠期、妊娠期、授乳期の運搬率の平均値が各時期を通してどのように変化したかをFig.9-1に示した。Fig.9-1に見られるように、0.2gの餌運搬率は非妊娠期と授乳期よりも妊娠期にやや高くなった。0.045gの餌運搬率も、わずかではあるが妊娠期に他の時期よりも高くなった。分析

の結果、0.2gと0.045gの運搬率はともに、非妊娠期、授乳期よりも妊娠
期に有意に高いことが確かめられた($F=10.04$, $df=2, 24$, $p<.01$)。時期と餌
の大きさの有意な交互作用は認められなかった。まとめると、餌運搬率
は非妊娠期と授乳期よりも、特に妊娠期に高く、各時期を通して0.045g
よりも0.2gの餌の運搬率が高かった。

巢外へ出る潜時をFig.9-2に示した。分析の結果、2つの餌の大きさの
間で潜時には有意な差異はみられず、非妊娠期よりも妊娠期および授乳
期に有意に短かった($F=13.44$, $df=2, 24$, $p<.01$)。餌の大きさと時期の有意
な交互作用は認められなかった。Fig.9-2に見られるように、潜時は餌の
大きさにかかわらず、非妊娠期よりも妊娠期と授乳期に短くなることが
わかった。

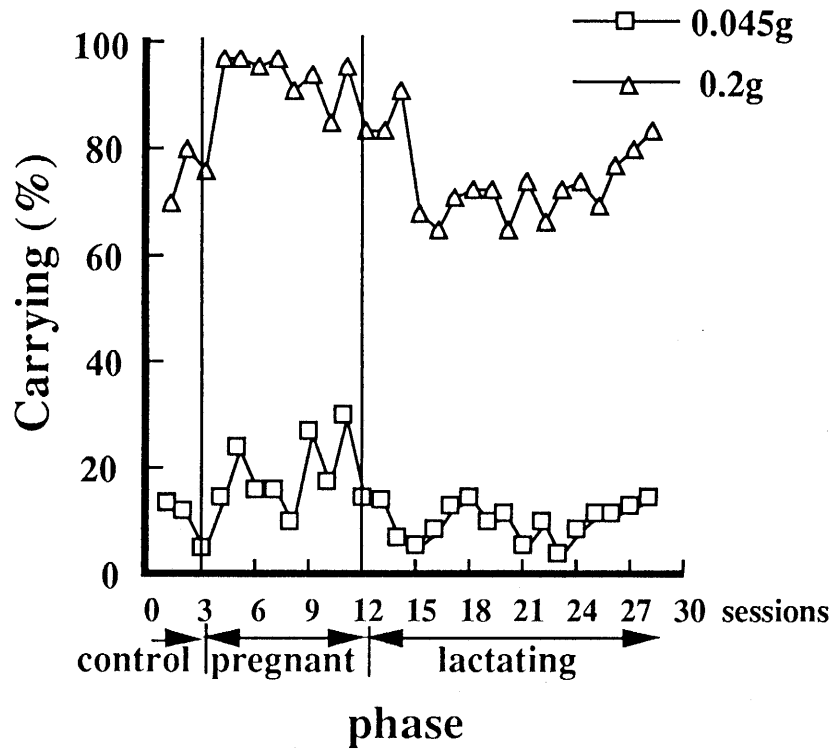


Fig.9-1. Mean percent carrying in each session.

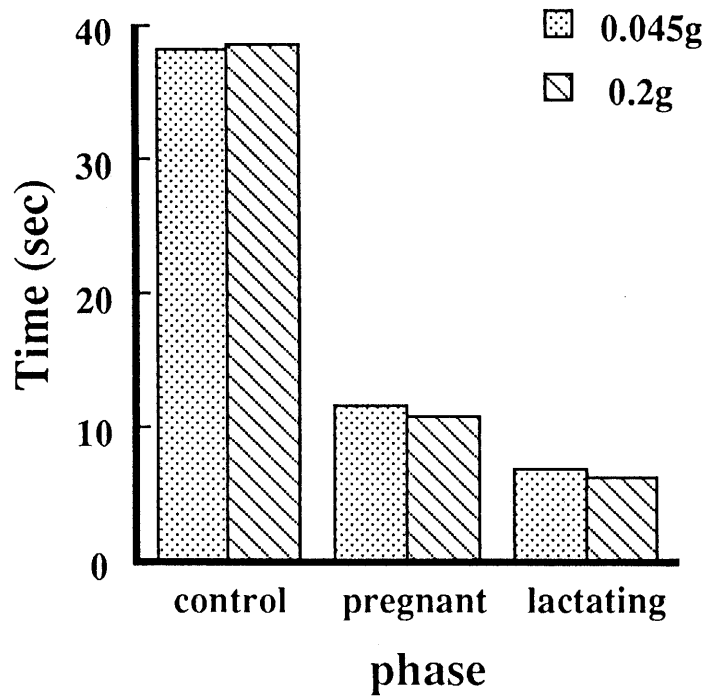


Fig.9-2. Mean latency to enter the alley segment in each phase.

考 察

非妊娠、妊娠、授乳の各時期における餌運搬行動の変化を調べた結果、予測とは異なり、妊娠、授乳という仔にかかわる時期の両方ではなく、妊娠期にだけ餌運搬率の増大が見られた。

餌への対処行動は餌場滞在時間の推定と実際に餌場で過ごした時間の評価によって規定されることは前章で示唆された。餌場滞在時間、すなわち巣の外で過ごすことになる時間の予測が重要であるのは、採餌者が捕食される潜在的な捕食危険に関係するからである。妊娠期に特にみられた餌運搬率の上昇は、妊娠期には捕食危険を特に大きく評価することを反映すると考えるべきである。捕食危険の過大評価は、外界の刺激に対して不安を喚起しやすいことを意味すると考えられる。しかしながら妊娠期の母ラットの不安についての研究は今のところ1つだけあるものの(Picazo & Fernandez-Guasti, 1993)、ほとんどなされていないので今後検討の必要がある。

次に、餌運搬行動による利益という観点から考えてみると、餌運搬行動には、潜在的な捕食危険が回避できることに加えて、確実に餌を得るという利益がある。Whishaw & Whishaw(1996)は、野生ラットの観察から、劣位個体は優位個体に餌を奪われることが多いので、巣への餌運搬により確実に餌を得る方略をとると示唆している。また、優劣関係について言及されていない場合でも、餌に出会ったときにそばに他個体がいると、ラットは餌をくわえたまま身をよじったり運搬したりして他個体から離れることも報告されている(Whishaw, 1988; Whishaw & Tomie, 1987; Whishaw & Tomie, 1988)。一方、採餌場所ではなく運搬先である巣

のほうに他個体がいると、今度は餌の運搬率が低下するという報告がある(Phelps & Roberts, 1989)。これらはいずれも、餌を奪う他個体の存在が餌への対処行動の選択に大きく影響を及ぼすことを示す。本実験で餌運搬率の上昇がみられた妊娠期には、母ラットは体が重く移動などの採餌行程の際に不利であるから、自身と仔の生命維持のために、より確実に餌を得る方略として餌運搬行動を選択していると考えることが可能である。移動などの際に不利になるのは体が大きくなる妊娠期だけであるから、この見解は、餌運搬率が非妊娠期と授乳期には同程度であり、妊娠期にだけ上昇したという本実験の結果と矛盾しない。

妊娠期と授乳期を通じてラットが巣の外へ出る潜時が短くなったことは、給餌制限によってラットの空腹度が強くなったことを反映している。空腹度が餌への対処行動の選択を変化させるとすれば妊娠期だけでなく授乳期にも非妊娠期とは異なる餌運搬率が得られるはずであるが、餌運搬率が上昇したのは妊娠期だけであった。この結果は、空腹度は餌への対処行動の選択に関与しないという実験7の結論と全く一致する。

まとめると、餌への対処行動の選択基準を変化させ得る内的状態の変化は妊娠だけであった。また妊娠期にみられた餌運搬率の増大には、ラットが妊娠期に捕食危険をより大きく評価し、内的にはこの時期に不安（防御傾向）が強くなること、および、母ラット自身とその胎内の仔の生命維持のために確実に餌を得る方略を選択する傾向が反映されたものと思われる。

第3節 第3章の要約と考察

本章においては、ラットの餌への対処行動の選択に及ぼす内的要因の影響を検討した。すなわち、餌への対処行動の選択に摂食動機づけがどのように影響するか、および対処行動が発達的にどのように変化し、対処行動の性差はどのように生じるのか、雌の対処行動は妊娠、養育の影響をどのように受けるかについて検討した。

第1節では、空腹時にはラットは運搬行動よりも見つけた場所での即時摂食を選択すると予測して検討を試みた。実験の結果、予測に反して空腹度の差異に関わらず同じ対処行動と移動行動が示されたことは注目に値する。なぜなら、餌への対処行動の選択は摂食動機づけ以外の機制の下にあることが明らかになったからである。

第2節において、はじめに、これまでの各実験で成体ラットにおいて一貫してみられた、餌の大きさに応じた餌運搬率の上昇が発達期のラットにおいて同様に認められるかどうかを検討した。その結果、発達期のラットの餌運搬率は成体ラットの餌運搬率よりも高く、両者は餌の大きさに関しては一致しなかったが、餌の摂食時間からみるとほぼ一致した。この結果は、ラットが餌への対処行動を選択するにあたって、餌の摂食時間の推定と評価を最重要視するという本研究の示唆をさらに強固にするものだった。

また、雄よりも雌のほうが運搬率が高いという性差は、雄が雌よりも速く餌を食べるという事実によって部分的に説明できるが、運搬率の性差が発達にともなって大きくなることは摂食時間の差異だけでは説明できなかった。運搬率の性差には、雄は発達的に捕食危険を甘く評価するようになるが、雌では厳しいまま保たれていることが反映されたと考え

られる。

次に、雌の捕食危険評価（防御性）が、妊娠、仔の養育という雌に特殊な事象の経験に際してどのように変化するのかを検討した。その結果、餌運搬率は妊娠期にのみ上昇することが示された。この結果は、妊娠期の雌ラットが捕食危険と他個体によって餌を奪われる危険の双方をより厳しく評価することを示すものと解釈された。雄の防御性が発達にともなって低下するにもかかわらず、雌の防御性が高い水準で保たれたことは、より確実に餌を得ることで自身と将来得られる仔の生命維持を確実にする利益をもたらすと思われる。

第4章

全体的考察

第1節 本研究の要約

本研究では、採餌行動に含まれる多くの過程のうち、特に遭遇した餌をその場で食べるか、食べずに巣へ運搬するかの対処行動の選択に焦点を当てた。

実験的検討の結果、巣から比較的近い距離の範囲内における餌への対処行動の選択には餌の大きさが重要な役割を果たした。具体的には、0.045gの餌はほぼ例外なく餌場で食べられ、1g、3gの餌は例外なく巣へ運搬された(実験1)。この中間の0.2gの餌は餌場で食べられる場合と巣へ運搬される場合があり、その運搬率は0.045gの餌と1g、3gの餌の運搬率の中間に位置した(実験2)。

距離の変化は、0.045g、1g、3gの餌への対処行動の選択には強く影響しなかった。ただし、走路の端に1箇所だけ餌場を設けた単数餌場条件とは異なり、走路の途中にも端にも餌場がある複数餌場条件においては、0.2gの餌は巣部に近い餌場よりも遠い餌場から多く運搬された(実験2)。この結果について、餌場の先にさらに空間が広がっているか否かということが関係する可能性を検討した結果、餌場の先に空間が広がっているかどうかは餌への対処行動の選択に影響を及ぼさなかった(実験3)。

1箇所の餌場に小さな餌を複数置いて、餌場での摂食にともなう餌場滞在時間をラットの自発的調節にまかせて、それが餌への対処行動の選択

にどのように影響を及ぼすかを検討した。0.045gの餌の個数を1、4、22、66個に、0.2gの餌の個数を1、2、3個に変化させた結果、餌が複数になるとラットの餌運搬行動の頻度は増加した(実験4、6)。またその場合、複数の餌に出会ったラットははじめは餌場でいくつか餌を食べるので、実際に餌場に滞在した時間も増大した(実験4、6)。しかし、小さな餌(0.045g)の個数を1、2、3個に変化させた場合には餌運搬行動はほとんどみられず、餌場滞在時間も増大しなかった(実験5)。以上の結果から、ラットの餌への対処行動の選択には、餌の大きさによる餌場滞在時間の推定と、複数の餌の摂食にともなって餌場に実際に滞在した時間の両方が重要な影響を及ぼすことが示唆された。

餌場での摂食か巣への運搬かという対処行動の選択を、即時摂食か遅延後摂食かの選択とみなした場合、摂食動機づけが強くなれば餌の即時摂食が優勢になると予測できるので、体重を自由摂食時の90%と80%に変化させて空腹度を操作した。しかしその結果、空腹度をあげても、巣から餌場への移動、餌場から巣への移動、対処行動のいずれをも変化させなかった(実験7)。この結果は、餌への対処行動の選択が摂食動機づけ以外の機制の下にあることを示すものである。

本研究では、雌が運搬行動を選択する割合は雄のそれよりも一貫して高かった。この傾向が発達的にどのように生じるのか、および発達期のラットにおいて成体と同様に餌への対処行動が示されるのかどうかを検討するために、餌への対処行動の発達的变化を検討した。その結果、雌の餌運搬率は発達初期の5週齢から8週齢まで高いまま保たれるが、雄の運搬率はその期間中の発達にともなって低下し、それにより性差が生じることと、5週齢から8週齢の発達期のラットの餌運搬率は全般的に12週齢の成体ラットのそれよりも高いことが示された(実験8-1)。発達期のラッ

トは体が小さいので、同じ大きさの餌を食べるのに要する時間が成体のそれよりも長いと考えられた。この点を検討したところ、確かに発達期のラットが摂食に要する時間は、成体ラットの摂食に要する時間よりも長かった(実験8-2)。したがって身体的成長にともなう摂食時間の減少、すなわち巢外滞在時間の変化が餌への対処行動の選択に影響を及ぼしたと考えられる。また、餌への対処行動の性差は、雌が発達を通して一貫して捕食危険評価を厳しいままに保つが、雄は発達にともなってその評価基準をゆるめることにより生じると考えられた。

最後に、本研究の各実験を通して示された、雌のほうが雄よりも運搬頻度が高いという結果は、雄よりも雌が摂食に要する時間が長いことだけでは説明できず、そこには雄よりも雌の捕食危険評価が厳しいことが反映されたと考えられた。雌雄の生涯のうち、雌に特有な事象である妊娠期・仔の養育期の餌への対処行動は、他の時期とは異なる様相を呈する可能性がある。この点を検討した結果、ラットの餌運搬率は、妊娠に限って増加することがわかった。授乳期の餌運搬率は、非妊娠期(処女雌)と同水準であった(実験9)。妊娠期の餌運搬行動の増加は、妊娠期には特に捕食危険と餌を奪われる危険を厳しく評価することによると考えられる。それは、自身と仔の捕食危険の減少により双方の生命を確実に維持するという適応的意義を持つものであろう。

第2節 全体的考察

第1節で要約した実験結果は、(1) 餌場滞在時間(餌の摂食時間)の推定、(2) 実際に餌場に滞在した時間の評価、(3) 雌の特殊性、の観点から解釈され考察された。最後に、(4) 捕食危険を本研究にどのように位置づけるかについて考察する。

(1) 餌場滞在(餌の摂食)時間の推定

餌への対処行動の選択には、餌の大きさは影響を及ぼしたが、巣から餌場までの距離はほとんど影響を及ぼさなかった(実験1、2、3)という事実の解釈にあたって、本研究ではLima et al.(1985)が指摘した捕食危険に注目した。ラットは小動物であり、自然界では他種の動物の餌となりやすいので、捕食される危険に対して防御機構を備えていると考えることはきわめて自然である。

捕食危険は、巣の内外に常時存在するが、それは巣外において特に著しく増大し、巣の外に身をさらす時間が長くなればなるほど増加すると仮定できる(Lima et al., 1985)。その場合ラットは安全な地下の巣の中にとどまっていれば相対的に安全に生活することができる。しかしながら、それだけではラットは生命を維持することができないので、一定時間ごとに採餌のために必ず巣の外に出なければならない。したがって採餌行動には常に捕食危険が伴うと考える必要がある。

ラットは巣の外に身をさらすことに対して不安の兆候を示すことが報告されている(Ader & Belfer, 1962; Eilam & Golani, 1989; 1990; 藤田, 1975;

Suarez & Gallup, 1981; Welker, 1957;1959;Zanglossi & File, 1992)。オープンスペースに身をさらすときに生じる不安の由来は、巣の外にいる外敵に捕食される可能性の予期にあるという示唆(Suarez & Gallup, 1981)は、採餌行動に捕食危険が伴うとする上記の視点と合致する。

ラットは餌を発見するたびに、その餌の即時摂食と巣への運搬のどちらかの対処行動を選択するが、これらの対処行動にはそれぞれに長所と短所がある。即時摂食は摂食動機づけの即時的充足（即時的栄養補給）という長所があるが、摂食行動を続行すると巣の外に身をさらす時間が延長され、捕食危険が増大するという短所がある。一方、巣への餌運搬行動には、巣外滞在時間の長期化を防ぐ、すなわち捕食危険の増大を防ぐという長所があるが、餌を運搬する労力が増大し、摂食が遅延されるという短所がある。ラットはこの2つの長所と短所の妥協点としていずれかの対処行動を選択するものと考えられる。

本研究では以上の観点により、餌の摂食時間（巣外滞在時間）の延長という点から、餌への対処行動の選択を問題にした。すなわち、ラットが餌場で餌を食べた場合と、食べずに巣へ運搬した場合とで最も顕著な差異を生じさせる巣外滞在時間に焦点を当てた。

ラットが餌場で食べた場合には餌場での摂食時間を、巣へ運搬した場合には巣での摂食時間を測定したところ、餌場で食べられた餌(0.045g)の摂食時間は14秒程度であり、ほぼ例外なく運搬された餌(1g)の摂食時間は120秒以上におよび、両者にはきわめて大きな差異があった(実験2)。

ここで注意しなければならないのは、ラットは実際にその場で摂食に要する時間を経験した後に運搬行動を選択したわけではないことである。つまり、ラットは餌に出会うと、餌の大きさから餌の摂食時間を”推定”して対処行動を選択したと考えざるを得ない。またその推定の摂食時間

が基準よりも短ければ餌場での摂食を選択し、長ければ巣への運搬を選択すると考えられる。0.045gの餌の摂食時間は基準よりもずっと短く、1gの餌の摂食時間は基準よりもずっと長いのであろう。

他方、0.2gの餌に対しては、即時摂食と巣への運搬の両方の対処行動がほぼ50%ずつ出現した。0.2gの餌の摂食に要する時間は20秒程度であった(実験2)。このことは、推定摂食時間と2つの対処行動の選択を決める基準値とがほぼ等しく、対処行動の選択に、いわば”迷い”が生じた結果であると考えられる。言い換えれば、基準値は20秒の近傍にあると推測される。

餌への対処行動が餌の摂食時間の推定により選択されるとすれば、本研究で用いた巣から餌場までの距離の変化が餌への対処行動に影響を及ぼさなかったことは、距離を変化させてもラットの移動時間がわずかに1、2秒変化するにすぎず、餌の摂食時間に比較すると非常に短かったためであると考えてよい。殻を割るなど、摂食に要する時間が長くなる餌に出会うと、ハイイロリス(*Sciurus carolinensis*)はその餌を運搬する傾向があるという報告(Jacobs, 1992)や、餌の種類を変化させるとその重さよりも摂食時間のほうがラットの運搬率によく対応したという報告(Whishaw, 1990)は、対処行動の選択が餌の摂食時間の推定によるというこの見解を強く支持する。

発達期のラットが同じ大きさの餌に対して示した餌運搬率は、成体ラットのそれよりも高く(実験8-1)、発達期のラットが同じ大きさの餌を食べるのに要する時間は成体ラットよりも長かった(実験8-2)。つまり、発達期に餌運搬率が高いことには、発達期のラットが餌を食べるのに要する時間が成体ラットよりも長いことが反映されたと考えられる。

空腹度の増加は餌への対処行動の選択には影響を及ぼさないことが示

されたので(実験7)、餌への対処行動の選択には摂食動機づけ以外の機制が働くことがわかった。本研究では餌への対処行動の選択に関して、ラットが巣の外で過ごすことになる時間の推定を最重要視すると解釈しており、この結果はそれと矛盾しない。

(2) 餌場滞在(餌の摂食)時間の実時間評価

小さな餌(0.045g)が1個だけ餌場にあると、ラットはそれをほぼ例外なく餌場で食べたが、餌場にある餌が複数個になるとその対処行動を変化させた。複数の小さな餌に出会ったラットは、はじめは餌場で餌を食べたが、数個目の餌を運搬するか、あるいは残りの餌を放棄して、総量を食べ終えずに巣へ戻った(実験4)。ラットが餌の総量を摂食するのに要する時間を推定するならば、はじめから運搬行動を選択するはずであるが、本実験の結果はそれとは異なるものだった。ラットがはじめに餌場で餌を食べることにより、実際に餌場に滞在した時間は確実に増大したので、これが餌への対処行動を摂食から運搬あるいは摂食の中止に変化せしめたと解釈できる。したがってこのときの対処行動の選択は、実際に餌場に滞在した時間の評価によりなされたと考えられる。ただし、はじめは餌場で食べる行動が優勢であったが、数個目の餌を運搬するという行動がみられたので、餌の総量の摂食時間の推定はそこにまったく関与しないわけではなく、実際に餌場に滞在した時間と、総量を餌場で食べた場合の滞在時間の推定の両方が対処行動の選択に関係すると解釈できる。

0.045gの餌を1、2、3個に変化させた場合には運搬はほとんどみられず、餌場滞在時間も増大しなかったこと(実験5)は、餌場に滞在した時間が対処行動に影響を及ぼすという見解と矛盾しない。中程度の大きさの餌

(0.2g)が複数になった場合にも同様に運搬率の上昇がみられ、雌は最初から運搬行動をとるが、雄は1個目の餌を餌場で食べ、2個目の餌を運搬するが多かった(実験6)。この事実は、雌は餌場滞在時間の推定により対処行動を選択する傾向が強いが、雄は餌場滞在時間が実際に増大したことを評価して対処行動を選択する傾向があることを示すものと思われる。

まとめると、実験1から3の結果は、餌場滞在時間の推定が対処行動の選択に影響する可能性を示唆し、実験8-1、8-2の結果はそれを支持するものであった。実験4、5、6の結果は実際に餌場に滞在した時間の評価もまた餌への対処行動の選択に影響することを示唆する。実験7の結果からは、餌への対処行動の選択が摂食動機づけ以外の機制の下で行われることが示された。これまでの実験研究の結果は、餌への対処行動の選択には餌場滞在時間の推定およびその実時間評価が重要な影響を及ぼすことを示している。

(3) 餌への対処行動に関する雌の特殊性

餌運搬率は雄よりも雌で高いことが一貫して示された(実験2、3、4、5、6、7)。この性差が発達的にどのように生じるのかについて検討したところ、雌の餌運搬率は発達初期から高いままに保たれるが、雄の運搬率は発達初期にはやや高いものの、発達にともなって低下することがわかった(実験8-1)。餌の摂食に要する時間は一貫して雄よりも雌のほうが長かったが、運搬率とは異なり、摂食時間の性差は発達に伴って大きくなるという傾向はみられなかった(実験8-2)、対処行動の性差は摂食時間の

差異だけで説明できない。むしろ、雌の捕食危険評価の基準は発達初期から厳しいまま保たれるのに対して、雄の捕食危険評価の基準は発達にもなってゆるめられると解釈できる。これは、捕食者の匂いといった危険刺激に対して、一般に雌のほうが雄よりも強く防御行動を示す多くの研究結果(Blanchard, Blanchard, Tom, & Rodgers, 1990; Shepherd, Flores, Rodgers, Blanchard, & Blanchard, 1992)と矛盾しない。

常に雄よりも高く保たれる雌の餌運搬率が、雌に特殊な事象である妊娠、出産、仔の養育にもなってどのように変化するかを検討したところ、雌の餌運搬率は非妊娠期、授乳期よりも、特に妊娠中に高くなった(実験9)。この事実は、妊娠期にはさらに捕食危険評価基準を厳しくすることを反映するものと思われる。またそれは、自身だけでなく胎内の仔の双方の生命を維持するために、捕食者から身を守ることに加えて、体が大きく移動に不利な妊娠雌が他個体から餌を奪われずに確実に餌を得るという視点からみても有用であると考えられる。劣位個体は優位個体よりも餌運搬行動を示しやすいという報告(Whishaw & Whishaw, 1996)はこの見解を支持する。

(4) 捕食危険のとらえ方と本研究の位置づけ

本節において上述の3点から考察されたように、本研究においては、巢外滞在時間の増加にともなう潜在的な捕食危険の増加が餌への対処行動の選択に重要な影響を及ぼすことが示唆された。

顕在的な捕食者も捕食者手がかりもない実験状況にもかかわらず、捕食危険を考慮にいれるべきであるとみなすことは一見すると奇異に思われるかもしれない。そこで、ここでは本研究で述べた捕食危険と採餌行

動との関係についてあらためて述べることにする。

動物の行動を劇的に変化させる捕食者との心理的、物理的距離の連続体を、Fanselow & Lester (1988)は捕食者急迫連続体 (predatory imminence continuum) と呼んだ。彼らによると、捕食者急迫連続体は捕食者との遭遇前(pre-encounter level)、遭遇後(post-encounter level)、直面時(circa-strike level)に大きく分けられる。

捕食者との遭遇前には、嫌悪性動機づけの影響を受けない、採餌、摂食、交尾、養育、巣の維持といったラットが好む活動パターン(preferred activity pattern)が生じる。たとえば、巣穴の中にいる動物はこのようなタイプの行動をとると思われる。しかしながら、巣の外で活動を行う場合には、捕食危険は明らかに増大する。したがって、捕食者との遭遇前であっても、動物は捕食者と出会う確率を低くするために採餌行動を修正、再構成する。このような修正を、Fanselow & Lester (1988)は遭遇前防御行動(pre-encounter defensive behavior)と呼んでいる。

捕食者との遭遇後という用語はやや誤解を招く。むしろ捕食者の存在を認知した後と呼ぶほうが妥当に思われる。Fanselow & Lester (1988)はこの用語によって、捕食者が近くにおり、動物が捕食者の存在を感知した場合を指している。そのような場合、上記のようなラットが好む採餌その他の行動は抑制され、フリージングといった遭遇後防御行動(post-encounter defensive behavior)が出現する。

捕食者との直面時とは、動物がまさに捕食者に直面し、物理的接触が生じる状況を指している。この場合動物の行動は劇的に変化する。たとえばシカネズミ(*Peromyscus maniculatus*)は、ヘビ(*Pituophis catenifer*)に直面するとまずフリージングするが、ヘビが攻撃をしかけようとするときシカネズミはそれまでとはうってかわって、垂直に跳躍する(Hirsch & Bolles,

1980)。

動物は初期レベルでの防御行動（遭遇後防御行動）に失敗すると捕食者に直面することになり、そこで直面時の防御行動に失敗すると捕食されることになるが、捕食者からうまく逃げられれば、最終的には捕食者遭遇前の活動に戻ることができる。以上がFanselow & Lester(1988)が述べた急迫連続体の概要である。

一方、本研究を通して参照してきたLima et al.(1985)は、捕食危険すなわち捕食者との遭遇確率は巣の中よりも巣の外で高く、また採餌者が巣の外に身をさらす時間に比例して増加すると仮定している。

Lima et al.(1985)の仮定は、上記のFanselow & Lester (1988)の連続体上でいうと、捕食者との遭遇前の状況において、捕食者との遭遇確率が高くなる場合に相当する。なぜなら、巣の外でどれだけ長く身をさらそうとも、それは実際に捕食者の存在を感知した状況や、捕食者に直面している状況ではないからである。

本研究の実験場面も、明らかに捕食者に直面する状況ではなく、また捕食者の存在を示す手がかりが存在する状況（捕食者との遭遇後）でもない。本研究の実験場面は、Fanselow & Lester (1988)の連続体上でいうと捕食者との遭遇前の状況に相当する。

Fanselow & Lester (1988)も指摘しているように、捕食者の顕在的な手がかりがない場合でさえ、捕食者との遭遇確率を上げないような、捕食者遭遇前の防御行動が選択されると考えることは可能であり、捕食者との遭遇確率の予測手がかりの一つとして、Lima et al.(1985)の指摘した巣外滞在時間があげられる。

まとめると、冒頭に述べたように捕食危険と採餌行動は一見すると関係が希薄であると思われがちだが、上述のFanselow & Lester(1988)の指摘

にもあるように、採餌行動には捕食者との遭遇前であっても対捕食者防御行動が兼ね備えられているとみなすべきである。捕食者遭遇前の防御行動のメカニズムは、長い進化の過程で、また実験動物化の過程で、消滅せずに残存してきたほど重要な行動であり、それは実験室内外を問わず常に作動すると考えられる。

第3節 今後の課題

本研究における検討から、ラットが巣の外で行う活動である採餌行動には、巣外滞在時間が、潜在的な捕食危険の予測子として重要な影響を及ぼすことが示唆された。巣から餌場までの距離が比較的短い場面では、移動に要する時間はきわめて短いので、巣外滞在時間を変化させる要素として最重要であるとみなされるのは餌場滞在時間であった。ラットは餌場滞在時間を餌の大きさから推定し、また同時に実際に餌場に滞在した時間を評価することによって餌への対処行動を選択することが結論された。

以上の結論に関連して、(1) 捕食危険の操作、(2) 巣外滞在時間の評価と対処行動との媒介子、という2点について、それぞれ今後の課題を述べる。

(1) 捕食危険の操作

本研究では、ラットの餌への対処行動の選択には巣外滞在時間が重要な影響を及ぼし、それは捕食危険の増大を防ぐためであることが結論された。しかし、課題は残されており、今後は捕食危険が餌への対処行動に影響を及ぼすという確証を得る必要がある。

そのためには、通常は捕食危険そのものを操作する手続きがとられなければならない。単純に考えれば、捕食危険が強くなるとそれだけ巣外滞在時間が短縮され、運搬率が上昇すると予測できる。しかしながら、

捕食危険を積極的に検討した先行研究によると、この予測は支持されそうにない。

たとえば、ラットとマウスは巣の外に捕食者（ネコ）の匂いをつけた物体が置かれただけで数時間にわたって採餌を抑制し、ネコそのものが存在した場合には10時間以上にわたって採餌を抑制する(ラットについてはBlanchard & Blanchard, 1989 ; マウスについてはBlanchard, Parmigiani, Bjornson, Masuda, Weiss, & Blanchard, 1995)。すなわち、ラットは巣の外へ出て行くことさえしなくなり、巣外滞在時間は長時間にわたってゼロになることが報告されている。

つまり捕食者の存在手がかりですら極度に強い刺激となり、対処行動の選択の変化ではなく、採餌行動そのものが強く抑制されるのである。捕食危険の強度を大きく変化させるという上記の手続きは、Fanselow & Lester (1988)による捕食者遭遇前の状態を、捕食者遭遇後に変化させることを意味し、捕食者遭遇前とはまったく異なる活動を出現させる。そのためこの手続きでは餌への対処行動に及ぼす影響について確証を得ることはほぼ不可能であると思われる。本研究ではあくまで捕食者遭遇前の餌への対処行動を問題にしているのだから、捕食危険の操作といってもそれは遭遇前の範囲内でしか検討され得ない。

本研究の示唆に関してさらに確証を得るためには、巣外滞在時間の増加は捕食者との遭遇確率の増加の予測手がかりであるとみなし、巣外滞在時間の変化が餌への対処行動に及ぼす影響を検討する以外に方法はないように思われる。巣の外で過ごす時間の一部分である餌場滞在時間と移動時間を積極的に操作して、それが増大すると餌運搬率が上昇するかどうかの検討が今後必要となる。

(2) 巢外滞在時間と餌への対処行動の媒介子

(1) で述べた巢外（餌場）滞在時間の影響をより確実にするとともに、もう一つ検討しなければならない問題がある。それは、嫌悪手がかりへの反応が、嫌悪手がかりにより喚起された嫌悪事象の表象により生じる（認知的媒介）か、その表象によって生じた不安などの内的状態の変化により生じる（情動媒介）か、というFanselow (1991)が指摘した問題である。

本研究においては、嫌悪手がかりは巢外滞在時間に、嫌悪事象は捕食危険の増加に相当する。したがって認知媒介は巢外滞在時間の増加による捕食危険の増加が表象され、その結果として対処行動が選択されることに相当し、情動媒介はその表象の喚起により生じる不安が対処行動の選択を左右することに相当すると解釈できる。本研究における採餌場面の場合、巢外滞在時間と捕食危険の表象を同義と仮定せざるを得ないので、認知媒介の関与を調べることはできない。したがって、本研究において検討可能なのは、情動（不安）媒介があるかどうかという点であり、またそれは本研究が考察してきたことでもある。

McNamara & Whishaw (1990)によれば、抗不安薬であるdiazepamを投与されたラットは餌をほとんど運搬しなくなるので、餌運搬行動の選択には不安が関与すると考えてよいと思われる。この知見は、餌運搬行動の選択が不安に媒介されるとする本研究の考察と一致する。こうした抗不安薬の処置が、本研究で検討したように巢の外で食べた場合に巢外滞在時間を大きく変化させるそれぞれの餌への対処行動にどのように影響を及ぼすのかを検討することが、今後のさらなる課題となろう。

まとめると、本研究では、顕在的な捕食者手がかりが存在しない場合
でさえ、ラットが巣の外で行う餌への対処行動の選択の背景には、巣の
外で過ごす時間を長期化させないという、捕食危険の増加（捕食者への
心理的距離の短縮）を防止する機構があることが示唆された。このこと
について、巣外滞在時間（捕食危険）と対処行動の選択との関係をさら
に明確にし、また巣外滞在時間の推定および評価という作業と、対処行
動の選択とを不安がどのように媒介するかをさらに検討する必要がある。

文献

- Ader, R. & Belfer, M.L. 1962 Prenatal maternal anxiety and offspring emotionality in the rats. *Psychological Reports*, **10**, 711-718.
- 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.
- Baum, W.M., 1982 Choice, changeover, and travel. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **38**, 35-49.
- Bindra, J.D. 1947 Water hoarding in rats. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **40**, 149-156.
- Bindra, J.D. 1948a What makes rats hoard? *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **41**, 379-402.
- Bindra, J.D. 1948b The nature of motivation for hoarding food. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **41**, 211-218.
- Blanchard, D.C., Blanchard, R.J., Tom, P., & Rodgers, R.J. 1990 Diazepam changes risk assessment in an anxiety/defense test battery. *Psychopharmacology*, **101**, 511-518.
- Blanchard, R.J. , & Blanchard, D.C. 1989 Antipredator defensive behaviors in a visible burrow system. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 70-82.

- Blanchard, R.J., Parmigiani, S., Bjornson, C., Masuda, C., Weiss, S.M., & Blanchard, D.C. 1995 Antipredator behavior of Swiss - Webster mice in a visible burrow system. *Aggressive Behavior*, **21**, 123-136.
- Blanchard, R.J., Yudko, E.B., Rodgers, R.J., & Blanchard, D.C. 1993 Defense system psychopharmacology : An ethological approach to the pharmacology of fear and anxiety. *Behavioral Brain Research*, **58**, 155-165.
- 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. : Strain differences. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **51**, 55-59.
- Brooke, M. de L. 1981 How an adult wheatear (*Oenanthe oenanthe*) uses its territory when feeding nestlings. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 683-696.
- Brooke, 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**, 173-173.6.
- Charnov, E.L. 1976 Optimal foraging : The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129-136.

- Cheverton, J., Kacelnik, A., & Krebs, J.R. 1985 In B. Holldobler & M. Lindauer (Eds.), Experimental behavioral ecology and sociobiology (Pp.109-126). Stuttgart: G. Fischer Verlag.
- Coling, J.G., & Herberg, L.J. 1982 Effect of ovarine and exogenous hormones on defended body weight, actual body weight, and the paradoxical hoarding of food by female rats. *Physiology & Behavior*, **29**, 687-691.
- Commons, M.L., Herrnstein, R.J., & Rachlin, H. 1982 Qualitative analysis of behavior: Vol.2. Matching and maximizing accounts. Cambridge, MA: Ballinger.
- Davey, G.H. 1989 Ecological Learning Theory. Routledge.
- Davis, D.E., Emlen, J.T., & Stokes, A.W. 1948 Studies on home range in the brown rat. *Journal of Mammalogy*, **29**, 207-225.
- de Bruin, J.P. 1988 Sex differences in food hoarding behavior of Long-Evans rats. *Behavioural Processes*, **17**, 191-198.
- Eilam, D. & Golani, I. 1989 Home base behavior of rats (*Rattus norvegicus*) exploring a novel environment. *Behavioural Brain Research*, **34**, 199-211.
- Eilam, D. & Golani, I. 1990 Home base behavior in amphetamine-treated tame wild rats (*Rattus norvegicus*). *Behavioural Brain Research*, **36**, 161-170.
- Fanselow, M.S. 1991 Analgesia as a response to aversive Pavlovian conditional stimuli : cognitive and emotional mediators. In M.R. Denny (Ed.), Fear, avoidance, and phobias (Pp.61-86). Lawrence Erlbaum Associates.
- Fanselow, M.S., & Lester, L.S. 1988 A functional behavioristic approach to aversively motivated behavior : Predatory imminence as a determinant of the topography of defensive behavior. In R. C. Bolles & M. D. Beecher (Eds.), Evolution and learning (Pp.185-212). Lawrence Erlbaum Associates.

- Fantino, M., & Brinell, H. 1986 Body weight set-point changes during the ovarian cycle: Experimental study of rats using hoarding behavior. *Physiology & Behavior*, **36**, 991-996.
- 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.
- 藤田 統 1975 ラットの情動反応性の測度としてのランウェイ・テストにおける諸反応の行動遺伝学的分析：I 表現型変異と子-親回帰に基づく遺伝率推定値. *心理学研究*, **46**, 281-292.
- 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 1990 行動の適応と進化 - 行動研究における生態学的アプローチ. *動物心理学研究*, **40**, 2-17.
- 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.
- 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.
- Galef, B.G.Jr. 1985 Social learning in wild Norway rats. In T.D. Johnston and A.T. Pietreewicz (Eds.), *Issues in the ecology of learning* (Pp.143-166). Hillsdale,NJ: Erlbaum.
- 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.

- Guilford, T., & Dawkins, M.S. 1987 Search images not proven: A reappraisal of recent evidence. *Animal Behaviour*, **35**, 1838-1845.
- Hall, C.S. 1934 Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology*, **18**, 385-403.
- 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., & Blundell, J.E. 1970 Non-interaction of ventromedial and lateral hypothalamic mechanisms in the regulation of feeding and hoarding behaviour in the rat. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **22**, 133-141.
- 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.
- Hirsch, S.M., & Bolles, R.C. 1980 On the ability of prey to recognize predators. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **54**, 71-84.
- Holmes, W.G. 1991 Predation risk affects foraging behaviour of pikas: observational and experimental evidence. *Animal Behaviour*, **42**, 111-119.
- Houston, A.I. 1987 The control of foraging decisions. In M.L. Commons, A. Kacelnik, & S.J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative analysis of Behavior : vol. 6. Foraging* (Pp.41-61). Hillsdale, NJ: Earlbaum.
- Houston, A.I., & McNamara, J.M. 1985 The variability of behavior and constrained optimization. *Journal of Theoretical Biology*, **112**, 265-273.

- Jacobs, L.F. 1992 The effects of handling time on the decision to cache by grey squirrels. *Animal Behaviour*, **43**, 522-524.
- Kamil, A.C., Krebs, J.R., & Pulliam, H.R. 1987 Foraging Behavior. Plenum Press, New York, New York.
- Kamil, A.C., Peters, J., & Lindstrom, F.J. 1982 An ecological perspective on the study of the allocation of behavior. In M.L Commons, R.J. Herrnstein, & H.Rachlin (Eds), Qualitative analysis of behavior, Vol.2. Matching and maximizing accounts (Pp.189-203). Cambridge, MA: Ballinger.
- Kamil, A.C., & Sargent, T.D. 1981 Foraging Behavior : ecological, ethological, and psychological approaches. Garland STMP Press, New York, New York.
- Kamil, A.C., & Yoerge, S.I. 1982 Learning and foraging behavior. In P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer (Eds.), Perspectives in Ethology (Vol. 5, Pp.365-364). New York: Plenum.
- 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., Smith, J.P., & Hanson, S.J. 1981 Central place foraging in *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour*, **29**, 64-70.
- Klein, S.L., Lambert, K.G., Durr, D., Schaefer, T., & Waring, R.E. 1994 Influence of environmental enrichment and sex on predator stress response in rats. *Physiology & Behavior*, **56**, 291-297.
- Lea, S.E.G. 1979 Foraging and reinforcement schedules in the pigeon: Optimal and non-optimal aspects of choice. *Animal Behaviour*, **27**, 875-886.

- Lea, S.E.G. 1981 Correlation and contiguity in foraging behavior. In P. Harzem & M. Zeiler (Eds.), *Advances in analysis of behavior: Vol. 2. Predictability, correlation, and contiguity* (Pp.335-406). New York: Wiley.
- Lefbvre, L., & Palameta, B. 1988 Mechanism, biology, and feral pigeons. In P.R. Zentall & B.G. Galef (Eds.), *Social learning : psychological and biological perspectives* (Pp.141-164). Hillsdale, NJ.:Erlbaum.
- Lessels, C.M., & Stephens, D.W. 1983 Central place foraging - single prey loaders again. *Animal Behaviour*, **31**, 238-243.
- Licklider, L.C. & Licklider, J.C.R. 1950 Observation on the hoarding behavior of rats. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **95**, 863-879.
- 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.
- Lima, S.L., Valone, T.J., & Caraco, T. 1985 Foraging-efficiency-predation risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **33**, 155-165.
- 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.
- Lucas, J.R. 1987 Foraging time constraints and diet choice. In A.C. Kamil, J.R. Krebs, & H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (Pp.239-269). New York : Plenum.
- 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.
- McCain, G., Garret, B.L., Reed, C., Mead, G., & Kuentler, R. 1964 Effect of deprivation on hoarding of objects other than the deprived material. *Animal Behaviour*, **12**, 409-415.

- McCleary, R.A., & Morgan, C.T. 1946 Food hoarding in rats as a function of environmental temperature. *Journal of Comparative Psychology*, **39**, 371-378.
- McNamara, P.K., & Whisaw, 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.
- Mellgren, R.L. 1982 Foraging in simulated natural environments: There's a rat loose in the lab. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **38**, 93-100.
- Miller, G.A., & Viek, P. 1944 An analysis of the rats' response to unfamiliar aspects of the hoarding situation. *Journal of Comparative Psychology*, **37**, 221-231.
- Mogenson, G.J., & Wu, M. 1988 Disruption of food hoarding by injection of procaine into mediodorsal thalamus., GABA into subpallidal region and haloperidol accumbens. *Brain Research Bulletin*, **20**, 247-251.
- Montoya, C.P., Sutherland, R.J., & Whisaw, I.Q. 1981 Cadaverine and burying in the laboratory rat. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **18**, 118-120.
- Morgan, C.T., Stellar, 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 refuging predators. *American Naturalist*, **112**, 925-934.
- Nakatsuyama, E. & Fujita, O. 1995 The influence of the food size, distance and food site on food carrying behavior in rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Ethology*, **13**, 95-103.
- 中津山英子・牧野順四郎 1993 ラットの採餌行動研究の動向 筑波大学心理学研究, **15**, 31-41.
- 中津山英子・富原一哉 1994 ラットの採餌行動に及ぼす空腹度・餌の大きさ・距離の効果 筑波大学心理学研究, **16**, 25-31.

- Negrao, N., & Schmidek, W.R. 1987 Individual differences in the behavior of rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **101**, 107-111.
- Orians, G.H. 1980 The adaptations : Foraging Behavior. In G.H. Orians (Ed.), Some adaptations of marsh-nesting blackbirds (Pp.90-140). Princeton: Princeton University Press.
- Orians, G.H., & Pearson, N.E. 1979 On the theory of central place foraging. In D.J. Horn, G.R. Stairs, & R.D. Mintchell (Eds.), *Analysis of Ecological Systems* (Pp.155-177). Columbus: Ohio State University Press.
- Phelps, M.T. & Roberts, W.A. 1989 Central place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 326-338.
- Picazo, O., & Fernandez-Guasti, A. 1993 Changes in experimental anxiety during pregnancy and lactation. *Physiology & Behavior*, **24**, 295-299.
- 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.
- Pulliam, H.R. 1981 Learning to forage optimally. In A.C. Kamil & T.D.Sargent (Eds.), *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches* (Pp.379-388). New York : Garland STPM Press.
- Pyke, G.H. 1984 Optimal foraging theory : A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 523-575.
- Roberts, W.A., Phelps, M.T., & Schacter, G.B. 1992 Stimulus control of central place foraging on the radial maze. In W.K. Honig, & J.G. Fetterman (Eds.), *Cognitive aspects of stimulus control* (Pp.135-153). LEA.
- Roper, T.J., & Wistow, R. 1986. Aposematic colouration and avoidance learning in chicks. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **38B**, 141-149.

- Ross, S., Smith, W.I., & Nienstedt, C.W.Jr. 1950 The hoarding of non-relevant material by the white rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **43**, 217-225.
- 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.
- Schoener, T.W. 1987 A brief history of optimal foraging ecology. In A.C. Kamil, J.R. Krebs, & H.R. Pulliam (Eds.), *Foraging behavior* (Pp.5-67). New York : Plenum.
- Shepherd, J.K., Blanchard, D.C., Weiss, S.M., Rodgers, R.J., & Blanchard, R.J. 1992 Morphine attenuates antipredator ultrasonic vocalizations in mixed-sex rat colonies. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. **41**, 551-558.
- Shepherd, J.K., Flores, T., Rodgers, R.J., Blanchard, R.J., & Blanchard, D.C. 1992 The anxiety/defense test battery : Influence of gender and ritanserin treatment on antipredator defensive behavior. *Physiology and Behavior*, **51**, 277-285.
- Shepherd, J.K., Rodgers, R.J., Blanchard, R.J. Magee, L.K., & Blanchard, D.C. 1993 Ondansetron, gender and antipredator defensive behaviour. *Journal of Psychopharmacology*, **7**, 72-81.
- Sherry, D.F. 1987 Foraging for stored food. In M.L. Commons, A. Kacelnik, & S.J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative analyses of behavior : Vol. 6 Foraging* (Pp.209-227). Hillsdale, NJ:Erlbaum.
- Shettleworth, S.J. 1987 Learning and foraging in pigeons: Effects of handling time and changing food availability on patch choice. In M.L. Commons, A. Kacelnik, & S.J. Shettleworth (Eds.), *Quantitative analyses of behavior : Vol. 6. Foraging* (Pp.115-132). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Shettleworth, S.J. 1989 Animal foraging in the lab: Problems and promises. *Journal of Experimental Psychology; Animal Behavior Processes*, **15**, 81-87.

- Smith, J.P., Maybee, J.S., & Maybee, F.M. 1979 The effects of increasing distance to food and deprivation level on food-hoarding behavior 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.
- Staddon, J.E.R. 1980 Optimality analyses of operant behavior and their relation to optimal foraging. In J.E.R. Staddon, (Ed.), *Limits to action* (Pp.101-141). New York: Academic Press.
- Stellar, E., Hunt, J.M., Schlosberg, H., & Solomon, R.L. 1953 The effect of illumination on hoarding behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **45**, 504-507.
- 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.
- Stephens, D.N. 1982 Hoarding and the defence of body weight in adult rats, following undernutrition during different period 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.
- Suarez, S. D., & Gallup, G. G. Jr. 1981 An ethological analysis of open-field behavior in rats and mice. *Learning & Motivation*, **12**, 342-363.
- Takahashi, L.K., & Lore, R.K. 1980 Foraging and food hoarding of wild *Rattus Norvegicus* in an urban environment. *Behavioral and Neural Biology*, **29**, 527-531.
- Telle, H.J. 1966 Bietang zur Kenntnis der Verhalten sweise von Ratten, vergleichend dargestellt bei, *Rattus norvegicus* und *Rattus rattus*. *Zeitschrift für angewartendte Zoologie*, **53**, 129-196.

- Timberlake, W., Gawley, D.J., & Lucas, G.A. 1987 Time horizons in rats foraging for food in temporally separated patches. *Journal of Experimental psychology: Animal Behavior Processes*, **13**, 302-309.
- Viek, P., & Miller, G.A. 1944 The cage as a factor in hoarding. *Journal of Comparative Psychology*, **37**, 203-210.
- 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 für 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.
- Welker, W.I. 1957 "Free" versus " forced" exploration of a novel situation by rats. *Psychological Reports*, **3**, 95-108.
- Welker, W.I. 1959 Escape, exploratory, and food-seeking responses of rats in a novel situation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **52**, 106-111.
- Whishaw, I.Q. 1988 Food wrenching and dodging : use of action patterns for the analysis of sensorimotor and social behavior in the rat. *Journal of Neuroscience Methods*, **24**, 169-178.

- Whishaw, I.Q. 1990 Time estimates contributes to food handling decisions by rats : Implications for neural control of hoarding. *Psychobiology*, **18**, 460-466.
- Whishaw, I.Q., & Dringenberg, H.C. 1991 How does the rat (*Rattus norvegicus*) adjust food-carrying responses to the influences of distance, effort, predatory odor, food size, and food availability. *Psychobiology*, **19**, 251-261.
- Whishaw, I.Q., Oddie, S.D., McNamara, K., Harris, T., & Perry, B.S. 1990 Psychophysical methods for study of sensory-motor behavior using a food-carrying (hoarding) task in rodents. *Journal of Neuroscience Methods*, **32**, 123-133.
- Whishaw, I.Q. & Tomie, J. 1987 Food wresting and dodging : strategies used by rats (*Rattus norvegicus*) for obtaining and protecting food from conspecifics. *Journal of Comparative Psychology*, **101**, 202-209.
- Whishaw, I.Q. & Tomie, J. 1988 Food wrenching and dodging : a neurological test of cortical and dopaminergic contributions to sensorimotor behavior in the rat. *Behavioral Neuroscience*, **102**, 110-123.
- Whishaw, I.Q. & Tomie, J. 1989 Food-pellet size modifies the hoarding behavior of foraging rats. *Psychobiology*, **17**, 93-101.
- Whishaw, I.Q. & Whishaw, G.E. 1996 Conspecific aggression influences food carrying : Studies on a wild population of *Rattus norvegicus*. *Aggressive Behavior*, **22**, 47-66.
- 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.
- Zanglossi, H., & File, S.E. 1992 Behavioral consequences in animal tests of anxiety and exploration of exposure to cat odor. *Brain Research Bulletin*, **29**, 381-388.

あとがき

新潟大学人文学部を卒業し、筑波大学大学院博士課程心理学研究科に入学したのは平成元年のことでした。残念ながらその後七年近くの大学院在学期間中には無理でしたが、さらに今年一年間を費やして本論文を完成させることができました。今年一月から日本学術振興会特別研究員に採用され、本論文の執筆に専念できたのは大変幸運な出来事でした。

何かと見通しを立てるのが苦手な私が論文を完成させることができたのは、ひとえに周りの皆様が支えて下さったおかげです。指導教官であり、本論文の執筆にあたって内容につぶさに目を通して丁寧にご指導下さった牧野順四郎先生、筑波大学大学院心理学研究科で最初の2年間ご指導いただき、筑波大学を退官され上武大学に赴任された後にも適切な助言を下された藤田統先生、論文執筆期間を通じて常に暖かい励ましを下された岩崎庸男先生に深く感謝致します。また、物事が何かとうまく進まないときに様々な面から助けて下さった動物実験棟の皆様には、どれほど感謝してもし尽くせません。ここに記して感謝致します。

平成8年12月

中津山英子