Tsukuba Psychological Research
2002, **24**, 21-26

採餌テストの長期的反復経験がラットの餌対処行動の選択に及ぼす効果

筑波大学大学院（博）心理学研究科　小貫　泰広

筑波大学心理学系　牧野順四郎

The effect of repeated foraging experience on food handling behavior in rats*(Rattus norvegicus)*

Yasuhiro Onuki and Junshiro Makino (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305-8572, Japan*)

Food handling behavior in rats*(Rattus norvegicus)* is influenced by the size of the food. Rats swallow small pieces of food directly at the food site and carry large pieces of food to their nest for consumption. It has been suggested that rats carry food in order to avoid exposing themselves to predators. In the present study, a long-term food handling choice test was conducted involving four different sized food pellets. However, food-carrying rates for each size of food remained constant throughout the testing period. This result suggests that food handling behavior in rats is based on hard-wired defensive mechanisms.

Key words: rats, foraging, food carrying, predation risk, hoarding

採餌は生物の生命維持にとって日常的に不可欠な行動の一つである．多くの動物種は，採餌のために巣外に出て食物を探し求めなければならない．動物が餌を発見した場合，餌をその場で食べるか，それとも巣まで運搬してから食べるかのどちらかの行動を選択しなければならない．これを餌対処行動の選択と呼ぶことにする．

生態場面における採餌行動の観察（Whishaw & Whishaw, 1996）や実験室実験（中津山，1997; Nakatsuyama & Fujita, 1995; Nakatsuyama & Makino, 1999; 中津山 & 富原，1994; Phelps & Roberts, 1989; Whishaw, Oddie, McNamara, Harris & Perry, 1990）の結果から，ラットの餌対処行動の選択は餌の大きさの影響を強く受けることが知られている．すなわち，ラットは餌が小さいと常にその場で摂食するが，餌が大きくなるとともに運搬行動が増加し，餌が一定の大きさを越えると常に運搬行動を選択する．

餌が大きくなれば摂食に要する時間も増加する．したがって，運搬率の増加は餌の摂食時間の関数として捉えることもできる．中津山（1997），Nakatsuyama & Makino (1999), Whishaw et al. (1990), Whishaw & Whishaw (1996) らの実験結果はこれを裏づけており，いずれの研究においても，摂食時間が10秒から30秒までの間で運搬率に大きな変化が生じる．

餌対処行動の選択に関しては，2つの対処行動の機能的側面を考慮しなくてはならない．行動生態学では，この機能的側面は損失（cost）と利益（benefit）という観点から検討されてきた．一般に，採餌に費やす時間やエネルギー消費などが損失とされ，摂食によるエネルギーや栄養の摂取などが利益とされている（MacArthur & Pianka, 1966）．したがって，巣外で発見した餌をその場で摂食することは即時的な栄養補給につながり，それは心理学的観点からは摂食動機づけの即時充足（中津山，1997）という利益をもたらす．反対に，餌運搬行動を選択することは，摂食動機づけの充足や栄養補給の遅延

につながる．加えて，運搬行動に伴うさらなる労力と時間の浪費という損失（Phelps & Roberts, 1989）を被る．現実には，ラットは常に餌を発見した場所で摂食するとは限らない．餌が大きくなると運搬行動が選択されるという事実は，餌運搬行動の利益を考慮する必要があることを意味している．

Lima, Valone & Caraco（1985）は，餌運搬行動の選択について1つの重要な示唆を提示した．彼らは，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を強調し，これを「捕食危険（predation risk）」と呼んだ．巣外で大きな餌を食べることは巣外での滞在時間の増大に直結し，それだけ捕食者との遭遇率，すなわち捕食危険の増大へとつながる．餌運搬行動はこうした捕食危険の増大を未然に防ぐための行動だというのである．

捕食者に捕まってしまえば，ラットが生還する見込みはほとんどない．したがって，ラットは捕食者と遭遇する危険を察知し，危険を未然に防ぐような行動を選択する必要がある．Fanselow & Lester（1988）はこのような行動を捕食者遭遇前防御行動（pre-encounter defensive behavior）と述べているが，餌運搬行動はその一種と考えられる．

以上をまとめると，巣外で発見した餌をその場で食べることは即時的栄養補給と摂食動機づけの即時的充足をもたらすが，同時に巣外滞在時間を延長させ，潜在的な捕食危険の増大をもたらす．逆に，餌運搬行動を選択することによって捕食危険の増大を未然に防ぐことができる反面，栄養補給と摂食動機づけの充足が遅延される．このように，その場で食べるか巣に持ち帰るかという餌対処行動の選択は，摂食動機づけと危険回避の動機づけという2つの異なる動機づけの葛藤を基礎として行われるといえる．

ラットやマウスといった齧歯類において，捕食者の存在に関する顕在的な手がかりがあると，採餌行動それ自体が非常に強く，また長時間抑制される（Blanchard & Blanchard, 1989; Blanchard, Parmigiani, Bjornson, Masuda, Weiss & Blanchard, 1995, Whishaw & Dringenberg, 1991）．したがって，餌運搬行動の選択に関与すると考えられる捕食危険とは，本質的に捕食者と遭遇する可能性のある「潜在的な危険」であるといわなければならない．

ラットは暗くて狭い場所を選好し，覆いのない明るい開けたオープンスペース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）．Archer（1973）やHall（1934）を中心とするオープンフィールド情動性研究は，ラットが本質的には巣の内部と外部の安全性の差異（Bindra, 1948），すなわち巣外のオープンスペースが喚起する捕食危険にもとづく不安に動機づけられた行動をとることを基本としていたともいえる．

本研究は，オープンスペースによって喚起された不安が，長期間にわたるこのスペースの反復経験，すなわち場面への慣れ，によって低下するならば，この場面で生ずる餌運搬行動の選択率が低下することを確認するのを目的として行われた．ここでは，不安喚起下での学習過程の研究などに古くから利用されてきた高架式走路を使用する．

方　法

被験体

Wistar-Imamichi系のナイーブな雄ラット10匹を使用した．実験開始時の週齢は10-13週齢であった．飼育室は，8時から20時までが明期，20時から翌8時までを暗期とする12時間の明暗サイクル下に保たれた．

体重は実験期間を通して自由摂食時の約85-90%になるよう食餌制限した．実験開始時の体重は，343.0±25.3g（*MEAN* ± *SEM*）であった．

装置

塩化ビニル製の出発箱（縦20cm ×横20cm ×高さ30cm）と，そこから出入り自由な走路部（長さ200cm ×幅10cm）からなる高架式直線走路（Fig. 1）を使用した．脚部の長さは60cmであった．出発箱と反対側の走路先端には餌場として円形の穴（直径3 cm，深さ1 cm）が設けられた．照明は出発箱内で約40Lux，走路部で約150Luxだった．

餌材料

採餌訓練時には0.02gのペレット（小原医科産業製）を使用した．採餌テストでは0.045gのペレット（室町機械製）と，0.1g，0.2g，1gに切った飼

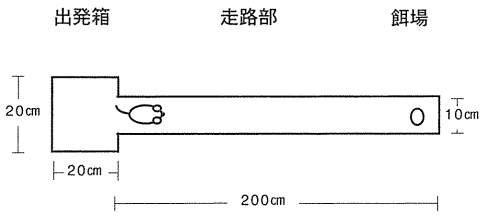

Fig. 1　高架式直線走路

料（オリエンタル酵母製MF）の４種類の餌を使用した．

手続き

実験は，装置馴化，採餌訓練，採餌テストの３ステージで構成された．

第１ステージ：装置馴化

１日20分間ずつ３日間，被験体を単独で装置に放置した．

第２ステージ：採餌訓練

装置馴化終了翌日から４日間の採餌訓練を行った．１日目は，0.02gのペレットを走路上に50cm間隔で１個ずつ，計４個置いた．２日目からは，ペレットを出発箱に近い方から１個ずつ減らして採餌訓練を行った．

被験体を出発箱に投入し，被験体がペレットすべてを食べ終わって出発箱に戻ったらその日の訓練は終了とした．その後被験体を飼育ケージに戻し，餌への新奇性の効果を排除するために採餌テストで用いる餌を与えた．

第３ステージ：採餌テスト

採餌訓練終了翌日から採餌テストを行った．餌場には４種類の餌のうちどれか１つを置いた．被験体を出発箱に投入し，被験体が餌を餌場で食べるか出発箱へ運搬するかしたのちに出発箱に戻ったらその１往復を１試行とした．各被験体につき，１日あたり４種類の大きさの餌を１試行ずつ，計４試行経験させた．餌場に置く餌の大きさの順序は被験体間でカウンターバランスした．このようにして，１日４試行連続25日間，計100試行行った．各試行において，出発箱と餌場間の移動時間，餌を餌場で食べたか運搬したか，および各餌に要した摂食時間を記録した．

結　　果

餌対処行動

大きさの異なる餌ごとに餌運搬率を算出した．連続５日間計５試行を１ブロックとして５ブロックに分割し，運搬行動を選択した試行数の割合を運搬率として算出した．例えばある被験体が0.045gの餌に対して，ブロック１の５試行のうち，3試行において運搬行動を選択した場合，ブロック１での運搬率は3/5×100＝60％となる．

各餌の大きさ，ブロックにおける全被験体の平均運搬率をFig. 2に示した．角変換した値を用いて餌の大きさ×ブロックの二要因分散分析を行った結果，運搬率に対するブロックの主効果，および餌の大きさとブロックの交互作用はみられず，採餌テストの長期的反復経験に伴う運搬率の変化は認められなかった．

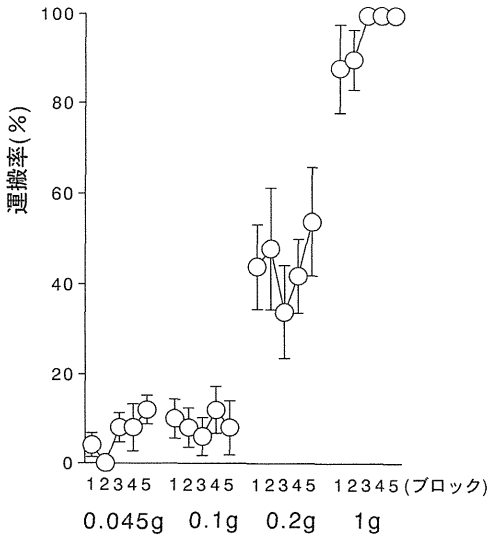

Fig. 2　運搬率（*MEAN* ± *SEM*）

一方，餌が大きくなるほど運搬率が有意に高くなることが確認された（$F=161.20$, $df=3, 27$, $p<.0001$）．0.1g以下の餌はその場で食べられることが多く，運搬率は10％未満に留まった（0.045gでは全ブロック平均6.4％；0.1gでは平均8.8％）．餌が１gの場合はほぼ常に運搬された（平均95.6％）．

これに対し，0.2gの餌の運搬率は50％前後を示しており（平均44.4％），餌対処行動は一定せず，それは個体内でも個体間でもそうであった．

摂食時間

餌運搬率と同様，餌の大きさ，ブロックごとに摂食時間の平均値を算出した．各餌に要した摂食時間を全ブロックで平均すると，0.045gでは6.2秒，0.1gでは平均9.1秒，0.2gでは平均19.1秒を要し，１gでは平均107.9秒を要することがわかった．摂食時間の対数変換値を用いて餌の大きさ×ブロックの二要因分散分析を行った結果，餌の大きさに関わらず採餌テストの長期的反復経験による摂食時間の変化はみられなかった．

復路移動時間

餌場を離れてから出発箱に戻ってくるまでの復路移動時間について，餌の大きさ，ブロックごとに平均値を算出し，Fig. 3に示した．対数変換値を用い

て餌の大きさ×ブロックの二要因分散分析を行った結果，餌が大きくなるにつれて逆に復路移動時間は有意に減少することが判明した（$F=42.82$, $df=3,27$, $p<.0001$）．またブロック間での変化がみられたため（$F=12.37$, $df=4,36$, $p<.0001$），Fisher の LSD 法による多重比較を行った結果，ブロック4とブロック5での復路移動時間がそれ以前よりも短いことがわかった（$MSe=0.07$, $p<.05$）．

餌が大きくなるほど復路移動時間が減少したことについては，餌対処行動の違いが反映したものと考えられる．そのため，餌の大きさ，対処行動別に復路移動時間の平均値を算出し，Fig. 4に示した．上記の分析において交互作用は認められなかったので，ブロックの効果を排除し，餌の大きさごとに分散分析を行った．その結果，1gを除くすべての餌において対処行動の違いによる効果がみられ，いずれの大きさの餌でも運搬行動を選択した場合の方がその場で食べた場合よりも復路移動時間が短かった（0.045gでは$F=15.07$, $df=1,5$, $p<.05$; 0.1gでは$F=13.05$, $df=1,6$, $p<.05$; 0.2gでは$F=24.53$, $df=1,9$, $p<.001$）．Fig. 4に明らかなように，1gの場合も他の餌と同様，明らかに運搬時の方が移動時間が短かったが，その場で食べた被験体数が2匹だけだったこともあり，有意差を検出することはできなかった．

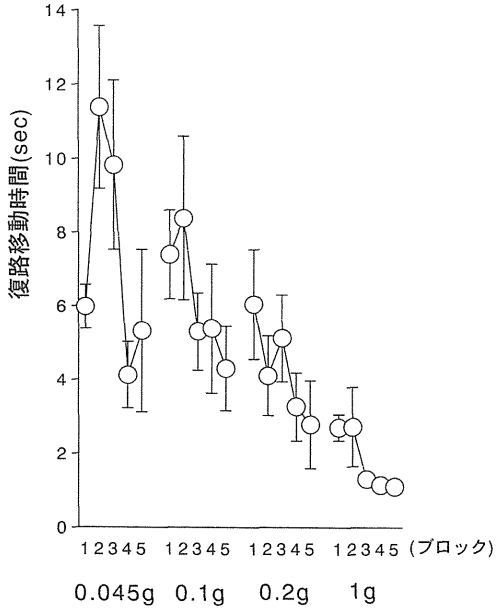

Fig. 3　復路移動時間（*MEAN* ± *SEM*）

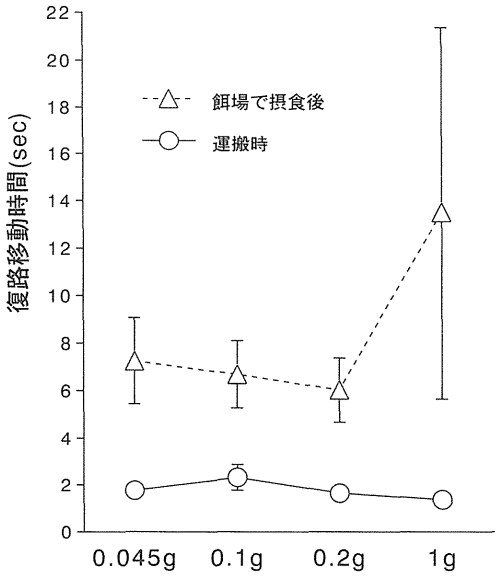

Fig. 4　対処行動別に分けた時の復路移動時間（*MEAN* ± *SEM*）

考　察

本研究の目的は，オープンスペースによる不安喚起への慣れによって，ラットの餌対処行動の選択率が低下することを検討することであった．実験は25日間にわたって行われたが，採餌テストの反復経験の効果はみられず，どの大きさの餌に対しても実験初期から常に同じような運搬行動選択率を示し続けた．

自然生息場面において，ラットはひとたび捕食者に襲われてしまえばまず生還できない．このような僅かな油断も許されない状況の中で，ラットは潜在的な捕食危険に備えた生得的な防御機構を備える必要がある（Bolles, 1970）．本研究において餌対処行動の選択が一定のレベルで維持された事実は，この防御機構の安定性と持続性とを示唆するものである．

先行研究同様，餌が大きくなるほど餌運搬率が上昇することが確認された．しかし，運搬率は個々の研究間で異なっており，0.2g前後の餌に対する運搬率は20%から80%と散らばりを示している（中津山，1997; Nakatsuyama & Fujita, 1995; Nakatsuyama & Makino, 1999; 中津山 & 富原，1994; Phelps & Roberts, 1989; Whishaw et al., 1990; Whishaw & Whishaw, 1996）．こうした運搬率の相違は，餌の種類や大きさ，走路の長さや高さ，照明や室温など様々な実験環境の相違を反映した可能性

が考えられるが，これらの影響について今後検討する必要がある．

ここで注意しなければならないのは，ラットは餌を食べ始める前に運搬を開始することである．つまり，餌場での摂食の途中で運搬行動に切り替えたわけではないのである．本研究では，運搬率が50％と対処行動の選択に偏りがでない0.2gの餌に要した摂食時間は約20秒であった．この結果は，ラットが出会った餌の大きさをもとに摂食時間を推定し，それがある基準値よりも短ければその場での摂食を，また基準値を越えるようならば運搬行動を選択するという考え（中津山，1997; Whishaw et al., 1990）を支持するものである．すなわち，ラットは餌対処行動の選択に関して約20秒という基準を設けており，おそらくこれは一定時間以上外界に身をさらすことによる潜在的な捕食危険に関係することが示唆された．

本研究の結果から，ラットの餌対処行動選択は強固で安定なメカニズムを基礎とすることが示唆された．しかし，必ずしも捕食危険が餌対処行動の選択に影響することを保証するものではなく，これを実証するには捕食危険の実験的な操作が不可欠である．捕食危険の本質的な部分は捕食者と遭遇する可能性のある潜在的な危険であることはすでに述べた．本研究で用いた高架式走路も，オープンスペースという点で潜在的な捕食危険につながるものといえる．外的な手がかりを用いて潜在危険をいかに操作するかが今後の課題となる。

要　約

本研究は，オープンスペースによる不安喚起への慣れによって，ラットの餌対処行動の選択率が低下するかどうか検討することを目的として行われた．餌対処行動場面として高架式走路を使用し，ラットに大きさの異なる餌に対する対処行動の選択を長期間にわたり反復経験させた．実験の結果，餌が大きくなるほど運搬率が高くなることが確認され，運搬率が50％と，対処行動の選択に偏りがでない0.2gの餌に要した摂食時間は約20秒であった．したがって，本実験場面において，ラットは餌対処行動の選択に関して約20秒という基準を設けており，おそらくこれは一定時間以上外界に身をさらすことによる潜在的な捕食危険に関係することが示唆された．しかしながら，どの大きさの餌に対しても採餌テストの長期的反復の効果はみられず，常に同じような選択傾向を示し続けた．自然生息場面において，ラットはひとたび捕食者に襲われてしまえばまず生還できない．このような僅かな油断も許されない状況の中で，ラットは潜在的な捕食危険に備えた生得的な防御機構を備える必要がある．本研究において餌対処行動の選択が一定のレベルで維持された事実は，この防御機構の安定性と持続性とを示唆するものである．

引用文献

Ader,R. & Belfer,M.L. 1962 Prenatal maternal anxiety and offspring emotionality in the rats. *Psychological Reports*, **10**, 711-718.

Archer,J. 1973 Tests for emotionality in rats and mice: A review. *Animal Behavior*, **21**, 205-35.

Bindra,J.D. 1948 What makes rats hoard? *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **41**, 379-402.

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.

Bolles, R.C. 1970 Species-specific defensive reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, **71**, 32-48.

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. & 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 (185-212). Lawrence Erlbaum Associates.

藤田　統 1975 Open-field 行動とは何か 東京教育大学教育学部紀要，**21**，45-51.

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.

Lima, S.L., Valone, T.J. & Caraco, T. 1985 Foraging efficiency predation risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **33**, 155-165.

MacArthur,R.H. & Pianka,E.R. 1966 On the optimum use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**, 603-609.

中津山英子 1997 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 筑波大学博士課程心理学研究科博士論文

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.

Nakatsuyama, E. & Makino, J. 1999 Food carrying determined by eating time of a food in rats (*Rattus norvegicus*). *Psychobiology*, **27**, 133-134.

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.

Phelps, M.T. & Roberts, W.A. 1989 Central-place foraging by *Rattus Norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 326-338.

Suarez, S.D. & Gallup, G.G. Jr. 1981 An ethological analysis of open-field behavior in rats and mice. *Learning & Motivation*, **12**, 342-363.

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 & Physiological Psychology*, **52**, 106-111.

Whishaw, I.Q. & Dringenberg, H.C. 1991 How does the rats (*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, R.K., Harris, T.L. & 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. & Whishaw, G.E. 1996 Conspecific aggression influences food carrying: Studies on a wild population of *Rattus norvegicus*. *Aggressive Behavior*, **22**, 47-66.

—2001. 9. 28 受稿—