Tsukuba 情動系ラットにおける餌運搬行動¹

筑波大学 小貫泰広²・加藤克紀・牧野順四郎

日本大学 中津山英子

Food-carrying behavior in Tsukuba emotional strains of rats

YASUHIRO ONUKI, KATSUNORI KATO and JUNSHIRO MAKINO

University of Tsukuba

EIKO NAKATSUYAMA

Nihon University

Abstract Food-carrying behavior in foraging situation is supposed to be affected by risk avoidance tendency. In the present study, food-carrying behavior for 190, 300, 500, and 750mg food pellets was compared in Tsukuba High and Low Emotional strains (THE and TLE) of rats. Food-carrying ratios of THE did not differ among all sizes of food, while those of TLE significantly increased as the food size became larger. Although there was no significant difference in the ratio between two strains for each food size, the ratios of TLE were relatively higher than those of THE except for the smallest food. These results imply that food carrying is not affected by risk avoidance based on the emotionality. However, 'emotionality' in THE and TLE is supposed to be defined as the reactivity to novel situations, so it might be different from emotion of fear and/or anxiety necessary for risk avoidance tendency to affect food carrying postulated here. Further studies are necessary to ascertain the postulate.

Key words : Tsukuba emotional strains of rats, foraging, food carrying, risk avoidance, emotional reactivity.

ラットの採餌行動にはいくつかの選択過程が含まれている。第一に、ラットが餌を見つけるためには、巣からいつ、どの方向に向かって出発し、どの程度の距離を探索するかを決定する必要があり、第二に、餌を見つけたとき、それをその場で食べるか巣まで運搬するか、あるいはその餌を無視して他の餌を探すかなどの行動選択が迫られる。これらのうち、餌をその場で食べる行動と餌をくわえて巣まで運搬する行動の2つを餌対処行動(food handling behavior:

Whishaw, 1990; Whishaw, Oddie, McNamara, Harris, & Perry, 1990) という。

これまで、2つの餌対処行動のうちどちらを選択するかに焦点を当てた実験室実験が数多く行われてきた。そこでは「巣」とみなした「出発箱」と、「巣外」とみなした「走路部」とが連結された装置が用いられ、出発箱に入れられた空腹のラットが、走路部の先端に置かれた1個の餌をその場で食べるか、あるいは食わずに出発箱まで運搬するかの行動選択が測定されてきた。これまでの研究から、ラットの餌対処行動の選択傾向は餌の大きさの影響を強く受け、一般に餌が大きくなるほど運搬行動の選択が増加することがわかっている(Nakatsuyama & Fujita, 1995; 中津山・富原, 1994; 小貫・牧野, 2002; Phelps & Roberts, 1989; Whishaw, 1990; Whishaw et al., 1990; Whishaw & Tomie, 1989)。

1 本研究は、学術振興会科学研究費補助金、基盤研究(B) 14310038の助成を受けました。本研究の遂行にあたり、筑波大学人間学類の西谷佳晃さんの協力をいただきました。記して深く感謝いたします。

2 連絡先 e-mail : onuki@human.tsukuba.ac.jp
〒305-8572 つくば市天王台1-1-1
筑波大学心理学系動物実験棟

餌場での摂食はエネルギーや摂食動機づけの即時の充足という利点を持つが、その反面、そこでの摂食時間が長くなるほど巢外に身を曝す時間が増加し、自らが捕食者の標的となる「捕食危険(predation risk)」

(Lima, Valone, & Caraco, 1985)の増大をもたらす。他方、餌運搬行動はエネルギーや摂食動機づけの充足の遅延につながるものの、餌場で食べる場合よりも巢外に身を曝す時間を短くするという利点がある。摂食に時間を要する大きな餌ほど運搬行動が選択されやすいという事実は、餌運搬行動が捕食危険の回避と関係する可能性が高いことを示唆している (Lima & Valone, 1986; Nakatsuyama & Fujita, 1995; Phelps & Roberts, 1989; Whishaw et al., 1990)。この観点からすれば、外界の餌場においてラットが迫られる、餌をその場で食べるか巣まで運搬するかという餌対処行動の選択には、空腹の即時充足と危険回避(巣への即時帰還)の相反する欲求の葛藤が大きく関与すると考えられる。

危険回避の動機づけとして、恐怖・不安の情動喚起が考えられる。情動が喚起されやすい個体は危険回避へ強く動機づけられ、喚起されにくい個体はそれが弱いと考えられるので、餌運搬行動の選択に危険回避が関与するとすれば、恐怖・不安の情動が喚起されやすい個体ほど、同じ大きさの餌でも餌運搬行動を選択しやすいと考えることができる。

Tsukuba 情動系ラット (Fujita, Abe, & Nakamura, 1976) は、恐怖・不安の情動喚起が遺伝的に異なる系統として双方向的に選択交配され確立された系統である。選択交配に用いられた「ランウェイ装置」(藤田, 1975)において、出発箱から走路部になかなか出ず走路部での移動活動量も少ない高情動系 (THE: Tsukuba High Emotionality) と、その逆の傾向を持つ低情動系 (TLE: Tsukuba Low Emotionality) がそれである。THE は TLE に比べてランウェイ装置での活動量が世代に関わらず一貫して少ない (中津山・牧野, 1998) だけでなく、ランウェイ装置における脱糞数が多いこと (中村・藤田, 1979) や、新奇物への探索行動が少ないこと (加藤・藤田, 1981) など、恐怖・不安の情動喚起が明らかに異なることがわかっている。情動の高低が餌運搬行動の選択に関わる危険回避動機づけの基盤をなすならば、採餌場面においては TLE よりも THE の方が餌運搬行動を選択する傾向が強いことが予想される。しかし、もし THE と TLE における餌対処行動の選択傾向に差異がなければ、この選択に関わる危険回避に対して情動とは別の動機づけ機制を考える必要がある。本研究では、Tsukuba 情動系ラットの餌対処行動選択を比較し、これを確かめようとした。

方 法

被験体

THE と TLE それぞれ実験経験のない雄10匹を使用した。実験開始時の週齢は10-16週齢であった。実験開始前の自由摂食時の体重は、THE で 339.9 ± 14.2 g, TLE で 350.9 ± 17.8 g ($M \pm SEM$) であった。飼育室は8時から20時までを明期、20時から翌日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。室温は常時23℃～25℃に保たれた。

装置

出発箱と走路部からなる灰色塩化ビニル製の高架式直線走路を使用した (Figure 1)。出発箱は四方が壁に囲まれ天井部はなかった。ラットは出発箱の出入り口 (幅10cm×高さ7cm) を通って、出発箱と走路部を自由に行き来することができた。走路部には落下防止用の高さ2cmの側壁があり、走路先端部の床面には餌を置くための円形のくぼみ (直径3cm, 深さ1cm) があつた。実験室は天井から蛍光灯で照らされ、装置上の照度は出発箱内で約40lx, 出発箱から30cm離れた走路上で約110lx, 走路中央で約130lx, 餌場で約110lxであった。実験者は出発箱から横に200cm離れた場所からラットの行動を観察した。出発箱の真上の天井には鏡を取り付け、出発箱内のラットの行動を観察できるようにした。

Figure 1. The elevated straight alley used in the present study illustrated in the plane view (top) and the side view (bottom).

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。ラットの体重は、実験期間を通して自由摂食時の85-90%に制限された。

装置馴化 5分間のハンドリングを行った後、ラットを単独で出発箱に入れ、そのまま装置に20分間放

置した。これを3日間行ったが、いずれの日にも餌場に餌は置かなかった。

採餌訓練 装置馴化終了翌日から採餌訓練を行った。餌場には45mg餌ペレット (Bio-serv 社製) が5個置かれた。出発箱に入れられたラットが餌場に到達し、1個以上のペレットに対して、餌場で食べて出発箱に戻るか、または出発箱まで運搬してそこで食べ終わるかしたら1試行終了とした。ただし、出発箱投入後5分経過してもこれら2つの餌対処行動のいずれも行われない場合はそこで1試行終了とした。ラットは試行終了後飼育ケージに戻された。採餌訓練は5～10分の試行間隔で1日5試行行われた。1日5試行のうち3試行以上においていずれかの餌対処行動選択がなされるようになるまで訓練は続けられた。出発箱から走路部へ出なかった試行、走路部へ出たものの餌場まで到達しなかった試行、餌場まで到達しても摂食または運搬どちらの餌対処行動もとらなかった試行、餌を餌場で摂食した試行、および餌を運搬した試行をそれぞれ分けて記録した。

採餌テスト 採餌訓練終了翌日から採餌テストを行った。190, 300, 500, 750mgの4種類の餌ペレット (Bio-serv 社製) のうちランダムな1個が餌場に置かれた。出発箱に入れられたラットが餌場に到達し、餌を餌場で食べて出発箱に戻るか、あるいは餌を出発箱へ運搬して食べ終わるかした時点で1試行終了とした。ラットが出発箱から走路部に出るまでの出発潜時、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、餌場あるいは出発箱内での餌の摂食に要した時間、および餌の食べ残しがあったか否かを記録した。食べかけを餌場に残したまま出発箱に戻ったときは「摂食」と記録し、1試行終了とした。餌を出発箱に運搬したのち食べ残したまま再び走路部に出たとき、および餌を運搬後食べ残して出発箱に2分以上留まった場合には「運搬」と記録し、その時点で試行終了とした。ラットは試行終了後飼育ケージに戻された。5～10分の試行間隔で4種類の餌をランダムな順序で提示し、1日4試行、連続5日間行われた。したがって、それぞれの大きさの餌に対して計5試行が行われた。

結 果

採餌訓練

採餌訓練に要した日数は、THEで 12.1 ± 1.1 日、TLEで 2.3 ± 0.7 日 ($M \pm SEM$) であり、THEの方が有意に長いことがわかった ($t=7.33, df=18, p<.0001$)。

採餌訓練において、出発箱から走路部へまったく出なかった試行、走路部へ出たものの餌場まで到達しなかった試行、餌場まで到達しても摂食または運

搬どちらの餌対処行動もとらなかった試行、餌を餌場で摂食した試行、および餌を運搬した試行の計5種類について、それぞれ系統毎に算出した平均試行数を Figure 2 に示した。

出発箱からまったく出なかった試行数は、THEの方が有意に多く ($t=7.35, df=18, p<.0001$)、走路部へ出たものの餌場まで到達しなかった試行数に関しても、THEの方が有意に多かった ($t=4.05, df=18, p<.001$)。一方、餌場まで到達しながら摂食または運搬どちらの餌対処行動もとらなかった試行数と、餌を餌場で摂食した試行数、および餌を運搬した試行数については、いずれも系統間で有意な差はみられなかった。

Figure 2. Number of trials classified into the following behavioral categories in the training period ($M \pm SEM$). 1) start box: stayed in the start box for 5 minutes. 2) alley: moved to the alley but not arrived at the food site. 3) food site: arrived at the food site but neither ate nor carried the 45 mg food pellets. 4) eat: ate the food at the food site. 5) carry: carried the food to the start box. ****: $P < .0001$, ***: $P < .001$.

採餌テスト

餌運搬率 4種類の大きさの餌それぞれ5試行のうち、運搬行動を選択した試行の割合を運搬率として個体毎に算出し、THEとTLE両系統の平均値を Figure 3 に示した。系統×餌の大きさの二要因分散分析を行ったところ、系統と餌の大きさの交互作用が有意であった ($F=4.17, df=3, 54, p<.01$)。下位検定の結果、TLEでは餌の大きさの単純主効果が有意であり ($F=15.46, df=3, 54, p<.01$)、TukeyのHSD法による多重比較の結果、190mgの餌に対する運搬率が他の3種類の大きさの餌に比べて有意に低いことがわかった ($p<.01$)。それに対し、THE

では餌の大きさによる運搬率の差異は有意ではなかった。

Figure 3 をみると、190mgを除くすべての餌に関して THE の方が TLE よりも運搬率が高いようにみえる。しかし群の単純主効果の検定の結果、どの餌についても両系の運搬率に有意な差異は認められなかった。

Figure 3. Food-carrying ratio in total of 5 trials for each food size in THE and TLE ($M \pm SEM$). **: $P < .01$.

摂食時間 摂食場所が餌場か出発箱内かによって摂食時間が異なるかどうか検討するため、それぞれの大きさの餌に要した摂食時間を摂食場所毎に算出した。餌1個を食べ尽くす時間を検討するために、食べ残しがあった試行のデータは除外した。こうして得られた THE と TLE の平均摂食時間を Table 1 に示した。餌の大きさによって運搬率が0または100%だった個体がいたため、餌の大きさや摂食場所によっては欠損値が生じ、平均値の算出に用いられた個体数が異なる点に注意が必要である。結果として、統計的分析を行うには反復測定を含む計画上不適当な被験体数となったため、ここでは Table の記載だけに留めた。

Table 1 を見る限り、どの大きさの餌に関しても THE の方が TLE よりも速く食べ終わる傾向があること、また系統や餌の大きさに関わらず、摂食場所の違いによって摂食時間はあまり変わらないことがわかる。

出発潜時 採餌テストにおいて、ラットは餌場に置かれた餌の大きさに関する情報をあらかじめ持っていないので、餌の大きさを区別せずに出発潜時を算出した。その結果、THE では 13.9 ± 3.2 秒、TLE では 67.5 ± 16.5 秒 ($M \pm SEM$) であり、THE は TLE よりも有意に早く餌場に向かって出発することがわ

Table 1. Eating time (sec) for four sizes of food pellets ($M \pm SEM$).

strain	place of food eaten	food size (mg)			
		190	300	500	750
THE	food site	11.0 $\pm$ 0.7 (N=9)	22.9 $\pm$ 1.9 (N=9)	33.9 $\pm$ 3.2 (N=9)	47.8 $\pm$ 2.7 (N=9)
	start box	12.3 $\pm$ 1.1 (N=5)	25.9 $\pm$ 2.1 (N=6)	33.3 $\pm$ 1.8 (N=6)	56.4 $\pm$ 3.0 (N=6)
TLE	food site	23.3 $\pm$ 3.7 (N=10)	37.5 $\pm$ 6.2 (N=10)	46.6 $\pm$ 4.9 (N=10)	65.0 $\pm$ 8.1 (N=7)
	start box	19.8 $\pm$ 1.6 (N=5)	30.1 $\pm$ 3.1 (N=8)	45.7 $\pm$ 2.7 (N=8)	59.7 $\pm$ 5.2 (N=8)

かった ($t=3.10$, $df=18$, $p<.01$).

往路移動時間 ラットは餌場の餌の大きさに関する情報を持っていないので、ラットが出発箱を出て餌場に到達するまでの往路移動時間については餌の大きさを区別せずに算出した。その結果、THE では 2.8 ± 0.2 秒、TLE では 5.1 ± 0.4 秒 ($M \pm SEM$) であり、THE の方が出発箱から餌場まで有意に速く移動することがわかった ($t=5.36$, $df=18$, $p<.0001$).

復路移動時間 餌場での摂食後と餌運搬時とでは復路移動時間が異なるかどうか検討するため、餌の大きさ毎、餌対処行動毎に復路移動時間を算出した。こうして得られた THE と TLE の平均復路移動時間を Table 2 に示した。餌の大きさによって運搬率が0または100%だった個体がいたため、餌の大きさや餌対処行動によっては欠損値が生じ、平均値の算出に用いられた個体数が異なる点に注意が必要である。結果として、統計的分析を行うには反復測定を含む計画上不適当な被験体数となったため、ここでは Table の記載だけに留めた。

Table 2 を見る限り、系統や餌の大きさに関わらず、餌運搬時の方が餌場で摂食した後よりも速く出発箱に戻ることがわかる。

Table 2. Return-travel time (sec) from the food site to the start box ($M \pm SEM$).

strain	food-handling behavior	food size (mg)			
		190	300	500	750
THE	eat	11.1 $\pm$ 1.2 (N=9)	11.9 $\pm$ 3.3 (N=9)	9.4 $\pm$ 1.7 (N=9)	10.0 $\pm$ 2.2 (N=9)
	carry	1.8 $\pm$ 0.1 (N=5)	1.9 $\pm$ 0.2 (N=6)	9.4 $\pm$ 6.0 (N=6)	1.7 $\pm$ 0.1 (N=6)
TLE	eat	13.3 $\pm$ 2.6 (N=10)	9.4 $\pm$ 1.7 (N=10)	12.5 $\pm$ 4.2 (N=10)	15.2 $\pm$ 3.2 (N=8)
	carry	2.9 $\pm$ 0.3 (N=5)	3.1 $\pm$ 0.3 (N=9)	3.0 $\pm$ 0.3 (N=8)	2.4 $\pm$ 0.3 (N=9)

餌の食べ残し 餌を食べ残した試行が記録された個体数を Table 3 に示した。THE では餌の大きさに関わらず、食べ残しが確認された試行は餌場においても出発箱内でもまったくなかった。一方、TLE で

はどの大きさの餌に対しても食べ残しがみられ、特に750mgの餌に対してはTLEの半数もの個体で、餌を運搬しても出発箱内で食べ残した試行があることがわかった。これら運搬後の食べ残しの中には、餌をかじった形跡がまったくない場合もあった。

Table 3. Number of rats that left the food unfinished.

strain	place of food left	food size (mg)			
		190	300	500	750
THE	food site	0	0	0	0
	start box	0	0	0	0
TLE	food site	1	2	0	2
	start box	0	3	2	5

考 察

本研究は、餌運搬行動の選択に影響すると考えられる危険回避に不安・恐怖の情動による動機づけが必要であるとする仮説を、遺伝的に情動性の異なる2系統のラットを用いて確かめようとした。実験の結果、TLEでは190mgの餌に対する運搬率が他の3種類の大きさの餌に比べて有意に低かったのに対し、THEの運搬率は餌の大きさによって影響を受けなかった。4種類の大きさの餌のいずれにおいても両系の餌運搬率に有意な差はなく、190mgを除くすべての餌において傾向としては情動性の低いTLEの方がTHEよりも餌運搬行動の選択率が高いという、予測に反する結果が得られた。したがって本研究結果は、情動性は危険回避の動機づけ要因ではなかったという結論を導くことになる。しかしこの結論の前に、餌運搬行動選択に危険回避が影響する、そして情動喚起が危険回避を動機づけるとする本研究の2つの前提について考察する必要がある。

ここでまず、THEとTLEの情動性に差異がなかった可能性も考えられる。しかし、THEは出発箱内に留まって走路部に出ない傾向がTLEとは比較にならないほど大きかったという採餌訓練の結果は、本研究の装置が選択交配で用いられたランウェイ装置と類似の構造であることを考慮すると、両系のもつ遺伝的形質そのものといってよいので、この可能性は除外できるだろう。また採餌訓練に要した日数の違いからみて、THEはTLEよりも餌場に対して十分な慣れが生じ、危険遭遇の可能性が少ないことの学習が進んだために、採餌テストでは大きな餌でも運搬しなかった可能性もある。しかし、採餌訓練日数が長かったのは、THEが出発箱内に留まって走

路に出ない試行が極めて多かったためであり、餌場の経験が両系で異なるわけではないので、この可能性も排除できるように思われる。

THEが餌の大きさに応じて餌運搬率を増加させなかったという結果は、餌運搬行動の選択が危険回避によるものではない可能性を表している。しかしながら、本結果はむしろ例外的な結果であり、この可能性を支持する研究結果は他に見当たらない。序で述べたように、餌の大きさが増せば運搬行動の選択が増加することは広く知られており、それは餌の大きさに伴う摂食時間に関係することも知られている(Nakatsuyama & Makino, 1999; Whishaw, 1990; Whishaw et al., 1990)。摂食に時間を要する大きな餌ほど、運搬行動によって巢外に身をさらす時間を短縮できることは明かであり、巢外の危険回避につながるという解釈もまた自然である。TLEは餌の大きさや摂食時間の増大に伴って餌運搬率を増加させているので、THEの運搬率の結果は他の要因による隠蔽作用であるように思われる。ここで、両系の出発潜時、往路移動時間、摂食時間および餌の食べ残しの結果から、THEの摂食動機づけがTLEよりも強かったことは確かだろう。したがって、THEではどの大きさの餌についても常に即時摂食傾向が餌運搬傾向を上回ったという解釈が可能である。しかし、空腹度は餌対処行動の選択には影響しないという報告もあり(中津山・富原, 1994; Phelps & Roberts, 1989)、摂食動機づけの強さが餌運搬行動の選択に及ぼす影響については今後の検討が必要である。

系統や餌の大きさに関わらず、餌運搬時の復路移動時間が摂食後のそれよりも短い結果は、危険回避動機づけが弱い場合には餌場での摂食が選択され、危険回避動機づけが優位になったときには餌運搬行動が選択されるという本研究の仮説と矛盾しない。しかし、餌場摂食の場合は摂食時間分巢外に身を曝したことは事実であり、復路走行を遅くする必要はない。したがって、復路走行を強める動機づけ要因として捕食者以外の危険も考慮する必要がある。有力な可能性の1つとして、他個体による餌略奪危険(Whishaw & Gorny, 1994; Whishaw & Tomie, 1987)が挙げられる。

情動性が高いTHEの方がTLEよりも餌運搬率が総じて少ない傾向にあったことから、餌対処行動の選択に影響する危険回避が情動喚起とは別の動機づけ機制に基づいてなされるという可能性が考えられる。危険回避に情動喚起以外の動機づけ機制が働く可能性はある(Imada, 1972)。本研究の場合、それは餌場での摂食により増大する危険遭遇可能性を評価し、それによって餌対処行動の選択を調節すると

いう認知的な機制, 言い換えれば, 危険接近の認知が不安や恐怖の情動喚起なしに回避行動を駆動する機制である。この機制は論理的には可能だが, 認知過程が情動喚起過程を経ずに直接行動を解発させると結論できるかどうかは疑問であり, これに関しては今後の研究を待つ他はない。

以上を考慮すると, 餌運搬行動の選択に危険回避が影響し, 危険回避には情動喚起による動機づけが関与するという仮説は直ちに捨てられない。残された問題は, 遺伝的に異なる THE と TLE の情動が危険回避を動機づける情動とは異なる内容を持つという可能性である。これら2系統は, 狭くて暗い出発箱から明るく広い走路部に出ていく傾向において大きな差異を持つように選択されたが, 両系の差異は新奇場面において特に顕著であること(安念・中津山・和田・藤田, 1992), 慣れたホームケージでの活動量や脱糞数には両系には差がみられないこと(阿部・藤田・中村, 1977; 中村・藤田, 1979)を考慮すると, 両系の差異は主に場面の新奇性に対する嫌悪的・忌避的反応性の差異とみることが可能である。本研究では, 餌対処行動の選択に関わる「危険」とは巣外における捕食者の出現や危険物の接近を意味内容とした。しかし, THE の方が TLE よりも餌運搬率が低い傾向がみられた本研究結果は, 「危険」回避傾向においては THE の方がむしろ弱いという解釈も成り立つように思われる。このことは, 新奇性への嫌悪・忌避傾向と危険物からの回避傾向とは別物であるかという問題に発展するが, この解決には今後の研究が必要である。

巣外の「危険」回避傾向が餌運搬行動の選択に影響するという仮説を検証するには, 実際の捕食者を用いるのが最良である。しかし, 実験場面にそれを導入すると採餌行動そのものが長時間完全に抑制されてしまうので(Blanchard & Blanchard, 1989), この方法は使用できず, この問題については別の方法を考えながら実験的検討を加えていく必要がある。

要 約

本研究では, 190, 300, 500, 750mg の4種類の大きさの餌を用いて, 不安・恐怖の情動喚起が遺伝的に異なる Tsukuba 情動系ラット (THE と TLE) の餌対処行動選択を比較した。その結果, 情動性の低い TLE が餌の大きさに伴い餌運搬率を有意に増加させるのに対し, THE では運搬率の増加傾向がほとんどみられず, 190mg 以外の餌ではむしろ TLE の方が THE よりも運搬率が高い傾向にあるという予想に反した結果が得られた。この事実は, 餌対処行動の選択が情動喚起とは別の動機づけ機制に基づいてなさ

れるという可能性, すなわち不安や恐怖の情動喚起過程を経ずに餌対処行動の選択を調節するという認知的な動機づけ機制の存在を示唆する。しかし, 従来の研究から THE と TLE の差異は主に場面の新奇性に対する嫌悪的・忌避的反応性の差異とみることもでき, それは餌運搬行動の選択に関わる「危険」, すなわち巣外における捕食者の出現や危険物の接近, の回避傾向とは異なるのかもしれない。したがって, 不安・恐怖の情動喚起が餌運搬行動の選択に影響するか否かに関しては, 新たな方法によりさらに検討を加えていく必要がある。

引 用 文 献

- 阿部 敷・藤田 統・中村 則雄 1977 高・低情動反応性系ラットの行動比較 東京教育大学教育学部紀要, 23, 61-66.
- 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.
- Blanchard, R. J., & Blanchard, D. C. 1989 Antipredator defensive behaviors in a visible burrow system. *Journal of Comparative Psychology*, 103, 70-82.
- 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.
- Fujita, O., Abe, I., & Nakamura, N. 1976 Selection for high and low emotional reactivity based on the Runway Test in the rat: The first seven generations of selection. *The Hiroshima Forum for Psychology*, 3, 57-62.
- Imada, H. 1972 Emotional reactivity and conditionability in four strains of rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 79, 474-480.
- 加藤 宏・藤田 統 1981 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (27) —F 1 を加えた分析 (その5) 探索行動—日本心理学会第45回大会発表論文集, p. 398.
- Lima, S. L., Valone, T. J., & Caraco, T. 1985 Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behavior*, 33, 155-165.
- Lima, S. L., & Valone, T. J. 1986 Influence of predation risk on diet selection: A simple example in the grey squirrel. *Animal Behavior*, 34, 536-544.
- 中村 則雄・藤田 統 1979 高・低情動反応性系ラッ

- トの行動比較：3 VocalizationとDefecation
筑波大学心理学研究, 1, 11-16.
- 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 1998 第65世代Tsukuba情動系ラットのランウェイテストにおける移動活動 筑波大学心理学研究, 20, 23-29.
- 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.
- 小貫泰広・牧野順四郎 2002 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 筑波大学心理学研究, 24, 21-26.
- Phelps, M. T., & Roberts, W. A. 1989 Central-place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, 103, 326-338.
- Whishaw, I. Q. 1990 Time estimates contribute to food handling decisions by rats: Implications for neural control of hoarding. *Psychobiology*, 18, 460-466.
- Whishaw, I. Q., & Gorny, B. P. 1994 Food wrenching and dodging: Eating time estimates influence dodge probability and amplitude. *Aggressive Behavior*, 20, 35-47.
- 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., & Tomie, J. 1987 Food wrenching 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. 1989 Food-pellet size modifies the hoarding behavior of foraging rats. *Psychobiology*, 17, 93-101.
- (2003. 4. 16 受稿, 2003. 9. 18 受理)