

博士論文

迷路実験におけるイノシシの学習および
空間認知能力に関する行動学的研究

2011年3月

堂山 宗一郎

迷路実験におけるイノシシの学習および
空間認知能力に関する行動学的研究

麻布大学大学院 獣医学研究科
動物応用科学専攻 動物行動管理学分野
博士後期課程

2011年3月修了

DA0802 堂山 宗一郎

目次

緒言	1
第 1 章 イノシシにおける迷路実験手法の確立と実験施設の構築	
目的	6
材料および方法	8
結果および考察	19
第 2 章 イノシシにおけるオープンフィールド実験	
目的	21
材料および方法	22
結果	26
考察	31
第 3 章 イノシシにおける複合 T 字迷路を用いた学習能力の評価および評価指標の検討	
目的	33
材料および方法	34
結果	41
考察	44
第 4 章 イノシシにおける Hebb-Williams 迷路を用いた学習能力の評価	
目的	46
材料および方法	48
結果	58
考察	65

第5章	イノシシにおけるT字迷路を用いた迷路内手掛かり学習	
	目的	69
	材料および方法	71
	結果	78
	考察	81
第6章	イノシシにおける水迷路実験用プールの構築および水迷路実験	
	目的	83
	材料および方法	85
	結果	96
	考察	103
	総合考察	106
	要約	109
	謝辞	113
	文献	114

緒言

動物の学習能力を、その行動から評価する方法の 1 つとして、迷路を用いた実験が、20 世紀初頭から行なわれるようになり、その実験方法は、動物心理学研究分野を中心として発展してきた。実験に用いられる迷路は、これまでに多くの種類が開発されてきたが、その中でも二者選択の Y 字迷路と T 字迷路や、Olton と Samuelson¹⁾ が考案した八方向放射迷路、Morris²⁾ の水迷路などは現在の迷路実験において主要なものとなっている。実験に供試される動物は、現在までそのほとんどが、実験動物として確立されたラットとマウスであり、これらを供試した実験は、動物や人間の基礎的な心理研究以外にも、薬の効果、特に認知症等の脳および神経に関連した疾病に対する治療薬を評価するために、医学、薬理学分野において利用されることが非常に多くなっている。

小型の実験動物以外、特に中・大型の哺乳類を対象とした研究は、あまり行なわれていないものの、家畜においてはいくつかの研究が報告されている。家畜における迷路実験は、家畜行動学が進展した 1970 年代以降に徐々に増加してきた。初期の研究では、家畜の基礎的な学習能力や心理に関する研究が多かったが、近年は、飼育管理に関する研究における応用科学分野の実験手法として用いられることが多くなっている。この背景として、家畜福祉に対する関心が世界的に高まっており、管理方法やその福祉性を評価するための知見として、家畜の学習能力や空間認知能力が必要不可欠なものとなり、それを調査する実験手法として迷路実験が取り入れられている。その主な研究としては、以下のようなものが報告されている。

1 本の直線路と 2 本のアームからなる Y 字迷路および T 字迷路は、学習能力や学習過程の調査、短期記憶や空間作業の評価が行なわれることが多い。家畜においてはウシ、ウマ、ブタ、ヒツジ、ヤギ等ほとんどの種でこの迷路を使用した実験が行なわれている。研究目的も感覚能力の調査等の基礎的知見を得ることや、飼育施設の福祉性評価等の応用的なものまで多岐に及んでいる。たとえばウシにおいて、これを用いた選択試験によって、色の識別が可能であり、色覚を有することが明らかとなった³⁻⁵⁾。このことから、Rybarczyk ら⁶⁾ は子ウシが服の色により人間を識別しているのかを調査した。その結果、供試子ウシは馴れた色の服を着た管理者をすぐに選ぶようになったが、どちらのアームでも同じ色の服を着た場合は人

間を識別することができないことを報告した。Ishiwata ら⁷⁾ は、ウシの拘束後のストレス抑制に関する調査を行なっている。供試ウシを 2 分間拘束した後、Y 字迷路に導入し選択試験を行なった。供試ウシは、無刺激アームよりも馴染みウシを多く選択し、乾草よりも馴染みウシを選ぶ傾向がみられた。拘束を伴うハンドリング後すぐに、仲間のウシがいる群れに戻し、ウシに不必要に接近しないことが、ストレスを緩和することを示唆した。同研究グループは同じ迷路装置を用いて、馴染みのウシ、6 頭のヒツジ、新奇物と無刺激のアームで選択試験も行なった。その結果、ヒツジを有意に選択することはなかった⁸⁾。ウマの基礎的な学習能力を調査するために Heird ら⁹⁾ は、T 字迷路のアームを L 字型にしたものを使用した。屋内馬場に迷路を構築し、単純な場所選択課題と弁別課題のどちらかを行ない、場所学習が緩やかな学習曲線であったのに対し、弁別学習は短期間で急速に学習することを報告した。さらに、最終的な学習のレベルも弁別学習のほうがより高くなった。これらの他にも、ウシの視力¹⁰⁾、ヒツジの色覚¹¹⁾、ヒツジの視力¹²⁾、ブタの視力および低照度下における視力¹³⁻¹⁵⁾等が Y 字迷路もしくは T 字迷路による選択試験で明らかにされている。

水迷路は、現在、様々な研究分野において動物の認知地図の能力を評価するために、齧歯類において非常に多くの実験が行なわれているが、中・大型哺乳類を対象とした研究は極めて少ない。早期離乳子ブタの空間学習と記憶能力を調査するため、Siegford ら¹⁶⁾ は Morris 水迷路実験を行なった。供試子ブタに迷路処理、隔離処理、母ブタ処理のいずれかが行なわれた。その結果、すべての子ブタが水迷路実験を遂行でき、その成績は隔離処理のオスよりも隔離処理のメスと迷路処理のオスでタイムが速いことが示された。

Hebb と Williams¹⁷⁾ がラットの知能評価テストのために考案したフィールド型迷路が Hebb-Williams 迷路であり、Rabinovitch と Rosvold¹⁸⁾ によって改良され、脳損傷や薬物等の効果を調べるために用いられている。Kilgour¹⁹⁾ は Hebb-Williams 迷路によりウシの学習能力を調査した。ゴールには報酬として乾草が置かれた。全ての供試ウシが訓練課題で基準に達した。この実験によりウシは、これまでに行なわれたどの種よりもエラーが少なく、学習能力が優れていることを示唆した。しかし、迷路サイズの設定や、障壁の形等改善する余地があった。McCall ら²⁰⁾ は Hebb-Williams 迷路によりウマの学習能力を調査した。学習実験の経験がある去勢ウマ 5 頭と雌 5 頭、実験経験のない雌 5 頭の 3 グループに区分したが、グループ間に成績の違いは無く、性別や事前の学習試験経験が迷路の成績に影響を及ぼさな

いことを示唆した。

家畜種や実験設計等を考慮して作られた独自の迷路による研究も行なわれている。Gustafsson ら²¹⁾ は、ブタとイノブタ（ブタとイノシシの交雑種）の迷路成績から家畜化による採食行動の変化を研究した。実験には食物区画が 6 ヶ所と障壁のある通路からなる迷路を使用した。全ての食物区画に入り、全てのバケツを操作した試行の割合と、全ての障壁を超えた試行の割合はイノブタのほうがブタよりも多かった。また、ブタはより多くの時間食物区画に滞在し、イノブタは飛び越えた障壁の数が多かった。これらの結果は、イノブタのほうがより高度な採食戦略を使っていたが、家畜化されたブタでも食物状況に有利になるよう対応できる能力を保持していることを示唆した。Lee ら²²⁾ は、ヒツジの群れが集まる性質を利用し、迷路の報酬として仲間のヒツジを用いることの有効性について調査した。内部は迷路終点の仲間のヒツジが見えるようにした。供試ヒツジは 3 日間連続で迷路に通され、6 週間後に 3 日連続最大 5 分間通された。報酬刺激として迷路終点のペンに 4 頭の顔なじみのヒツジが入れられた。その結果、すべての個体がゴールに向かったため、報酬刺激として仲間のヒツジを用いることは可能であった。さらにヒツジが比較的複雑な迷路を学習することができ、この情報を 6 週間後も記憶していることが示唆された。他にも、ウシの学習能力と記憶力を年齢で比較した研究²³⁾ やウマの学習能力と記憶力に関する研究²⁴⁾ 等のいくつかの研究が独自の形状の迷路を使用して行なわれている。

以上のように、中・大型の家畜における迷路を用いた研究の歴史はまだ浅いものの、学習能力に関して基礎的知見が得られており、さらにそれらを応用した研究が、家畜福祉を中心とした問題解決に大きく貢献している。そのため、家畜の学習や認知に関する研究が、行動制御等による管理技術の向上や飼育環境の改善等に基礎的知見の提供を通じて貢献することが指摘されている²⁵⁾ ことから、家畜を含めた様々な動物において学習能力を知ることが、彼らに関わる種々の問題を解決する有効な手段であることが考えられる。

しかし、家畜と同様に多くの問題を抱えている野生哺乳類、特に中・大型野生哺乳類においては、世界的に学習能力に関する研究がほとんど行なわれていない。学習能力に関する基礎的知見の不足は、学習・認知機能に配慮した動物管理技術の開発を試行錯誤的なものにし非効率的な段階に留めていとも言われており²⁵⁾、現況では中・大型野生哺乳類の管理技術をさらに発展させるための学習能力に関する知見が不足しているといえる。そのため、これ

らの知見を得るために、動物の学習能力を知る有用な方法である迷路実験を野生動物において行なう必要がある

近年、我が国において、大型野生哺乳類であるイノシシによる農作物被害の問題が、深刻になっており、これを解決するためにイノシシに関する様々な科学的知見の蓄積が必要とされている。これまでに、イノシシの運動能力²⁶⁾や感覚能力^{27, 28)}に関してはいくつかの研究が行われ、被害対策の発展に貢献している。しかし、学習能力に関する研究は行われておらず、これに関する知見は極めて少ない。そのため、イノシシの学習能力が過大もしくは過小評価され、誤った被害対策が行なわれる場合もある。このような状況を解消するためには、イノシシの学習能力に関する研究を行なう必要がある。それにはまず、学習能力を評価することのできる迷路実験をイノシシにおいて行ない得るのかを検討し、適切な方法で実験を行なわなければならない。さらに、イノシシにおいて迷路実験を行なうことが可能であれば、学習能力に関する知見を得るための基礎的研究となることに加え、中・大型野生哺乳類の学習能力に関する心理学・行動学的研究として非常に希少なものとなり、これらの動物における新たな実験手法の検討に貢献するものと考えられる。

そこで本研究では、大型野生哺乳類であるイノシシにおける迷路実験の手法を検討することおよび学習能力に関する基礎的知見を得るために、様々な迷路により学習実験を行なった。

これまでに大型野生哺乳類における迷路実験は世界的に行なわれていないため、馴致や訓練等の基礎的手法が確立しておらず、また、管理や調教が非常に難しいイノシシを供試動物とするため、本研究ではまず、第 1 章において実験にイノシシを供試するための馴致・訓練等の実験手法の基礎的段階を確立し、実験施設の設計と構築を行なった。続く第 2 章においては、オープンフィールド実験により実験装置に対する警戒や馴致に関して検証した。第 3 章においては、馴致に成功したイノシシを供試して複合 T 字迷路実験を行ない、第 4 章では、さらに難易度の高い複雑な Hebb-Williams 迷路で場所に対する学習・空間認知能力を評価した。第 5 章においては、第 3 章と第 4 章のゴール位置が固定されていた迷路と異なり、迷路内の手掛かりによりゴール位置が変化する条件に対する学習能力を T 字迷路により評価した。第 6 章においては、近年、ラット・マウスの空間認知能力を評価するために最も利用されており、ゴールまで自由な経路を取ることのできる水迷路を、イノシシにも用いて空間認知能力に関する検討を行なった。

なお、本研究では、イノシシの学習能力を適切に評価するため、各章の馴致段階において警戒行動や驚愕反応を極端に示す供試個体は、これらの行動が迷路課題の遂行に大きく影響すると考えられたため実験から除外し、実験可能な個体のみで学習能力を評価した。

第1章

イノシシにおける迷路実験手法の確立と実験施設の構築

目的

野生哺乳類の学習能力は、基礎的知見として調査・研究すべきことであるが、それを調査する有用な実験手法である迷路学習実験は世界的にはほとんど行なわれていない。その理由の1つとして、個体の管理やハンドリングが小型の実験動物や家畜と比べて困難であることがあげられる。Gustafsson ら²¹⁾は、ブタとイノシシにおける迷路実験で彼らの採食戦略を比較しようとしたが、イノシシの飼育管理および調教の難しさから、代替動物としてイノブタ（イノシシとブタの交雑種）を利用した。しかし、Eguchi らのイノシシにおける一連の行動研究²⁹⁻³³⁾や他のイノブタとブタの行動比較研究^{34, 35)}を見ると、イノブタの行動は野生種のイノシシよりも家畜種のブタの行動に類似した部分が非常に多く、安易に野生交雑種を野生種と見なして実験に供試するべきではないことが考えられる。

これまでに野生哺乳類であるイノシシで行なわれた学習実験は、Eguchi らによって行なわれた色覚能力に関する研究におけるオペラント条件付けによる弁別実験²⁷⁾のみである。イノシシは警戒心が非常に強いいため、この弁別実験における供試個体においても飼育環境下で誕生した個体とはいえ、実験者と周囲の環境に対する馴致に2ヵ月、実験装置に対する馴致に2-7週間を費やしている。

本研究では、研究施設の近隣に飼育イノシシの繁殖を行なっている施設がないため、野外で捕獲した幼齢個体を飼育管理および調教して供試個体として用いる。そのため、前述のEguchi ら²⁷⁾の弁別実験の供試個体よりもさらに長い馴致および調教期間を要する可能性がある。野生哺乳類における迷路実験が過去に行なわれていないことから、供試動物の馴致や調教、訓練方法として参考となるものは少なく、実験を適切に行なうためには、これらに関して詳細に検討し確立する必要がある。

そこで本章では、野生哺乳類であるイノシシを迷路実験に供試可能となる状態にする馴致・調教方法を確立することを目的とし、飼育施設および実験者に対する馴致、実験施設へ

の移動訓練および実験施設に対する馴致の手法に関して検討した。さらに、本研究を行なうにあたり、これまでに行なわれている家畜における迷路実験を参考にし、大型野生哺乳類において迷路実験を行なうための実験施設の有効性についても検討した。

材料および方法

1. 供試個体の導入および実験者と周辺環境への馴致

1-1. 供試個体

本研究では、島根県邑智郡美郷町で2008年9月および2009年8月に捕獲された野生イノシシを、島根県大田市川合町に位置する独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構 近畿中国四国農業研究センター 大田研究拠点（以下、研究センター）の飼育施設に導入し、供試個体として実験に使用した。2008年に捕獲された個体2頭を個体AおよびB、2009年に捕獲された6頭を個体C、D、E、F、GおよびHとした。捕獲時の外貌から判断したところ、全ての供試個体は生後1-2ヵ月であった。

1-2. 飼育施設および給餌管理

研究センターに移送した供試個体をまず、研究センター内の捕獲動物用飼育舎の飼育ペン（図1-1のA室）に導入した。捕獲動物用飼育舎はエクスパンドメタルおよび足場パイプにより構築されており、床面は土壌硬化材により固められていた。

導入後1ヵ月間は毎日、1日当たり3-4回の給餌および給水を実験者が行なった。この間の飼料は離乳子豚用人工乳を1日当たりおよそ100g/頭、飲料水には市販の粉末清涼飲料を加えて吸収効率を高めて与えた。導入後3-5日において全ての個体の摂食および飲水を確認した。導入1ヵ月後から飼料を配合飼料に切り替えるため、離乳子豚用人工乳に配合飼料を少しずつ加えた。以後、全ての実験が終了するまでこの配合飼料で飼育した。配合飼料の飼料成分は表1-1に示した。飼料給与量は、江口による研究³⁶⁾を参考とし、供試個体の体重および外貌により調節した。給与回数と時間は1日2回、8:30から9:00の間および16:30から17:00の間に行なった。各実験における給与量、回数および時間の変更は、各章において詳細を記述した。

導入4ヵ月後、中型動物飼育場に隣接するイノシシ飼育棟内の飼育ペンに供試個体を移動した。イノシシ飼育棟はコンクリートの壁で囲まれ、屋根と壁の間には換気のための空間が

設けられている半屋内状態であった。飼育ペンの概要は図 1-2 に示した。飼育ペンはコンクリート壁と鉄柵を組み合わせた高さ 2.3m の壁で 6 室に区切られており、床面はコンクリートであった。鉄柵部分には合板を取り付け、供試個体の物理的および視覚的接触ができないようにした。個体 A および B を 2 頭一緒にペン 1 に導入し、3 ヶ月後に個体 B をペン 2 に移動させ個別飼育を開始した。個体 C、D および E は 3 頭一緒にペン 5 に導入し、3 ヶ月後に個体 C をペン 4、個体 D をペン 6 に移動させ個別飼育を開始した。個体 F、G および H は 3 頭一緒にペン 3 に導入し、3 ヶ月後に個体 G および H を捕獲動物用飼育舎に移動した。個体 G および H は体格が他の個体よりも小さかったため、中型動物舎のペン A と D を合わせた場所で飼育した。

1-3. 実験者に対する馴致

捕獲動物用飼育舎の飼育ペンへの導入後に摂食および飲水が確認できた後、実験者は毎日 3 時間以上飼育ペンに入り、実験者が存在する状況でも供試個体が警戒せずに摂食および飲水をするようになり、供試個体が自ら実験者に近づいて来るようになるまで実験者に対する馴致を行なった。この間におけるペン内での実験者は、積極的な供試個体との接触行なわず、小型の椅子に座った状態でいた。

導入後 3 ヶ月でほとんどの供試個体の実験者に対して慣れたものの、実験者が供試個体に触れることができるほど慣れた個体は、この段階で 3 頭しかいなかった。そのため、引き続き 1 日当たり 1 時間程度日常管理を伴う馴致を行なった。イノシシ飼育棟の飼育ペンに移動後もこの馴致を続けた。

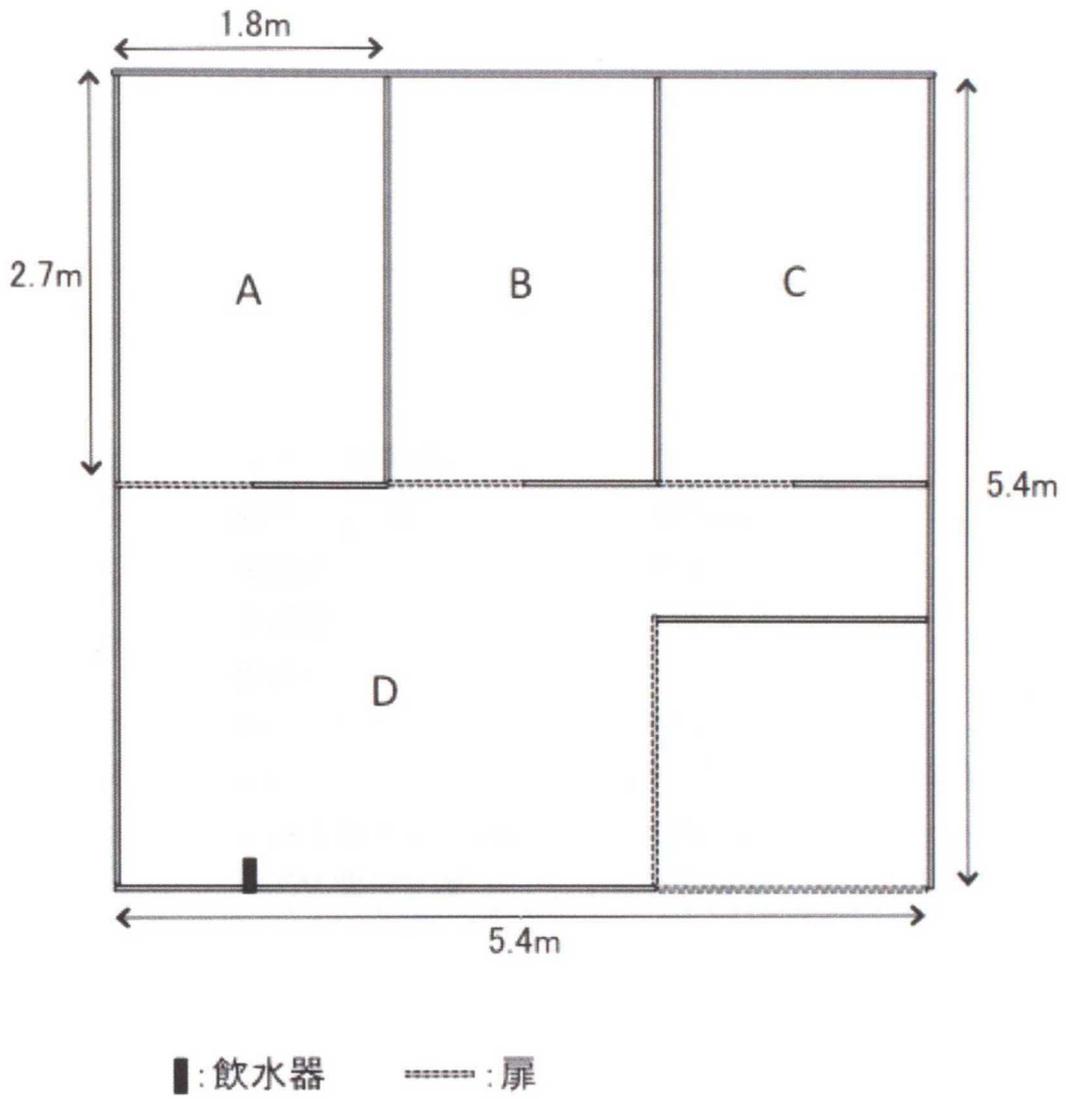


図 1-1. 捕獲動物用飼育舎の概要

表1-1. 配合飼料成分表

粗タンパク質	13.5%以上
粗脂肪	2.5%以上
粗繊維	12.0%以下
粗灰分	10.0%以下
カルシウム	0.80%以上
りん	0.60%以上
可消化粗タンパク質	11.0%以上
可消化養分総量	67.5%以上

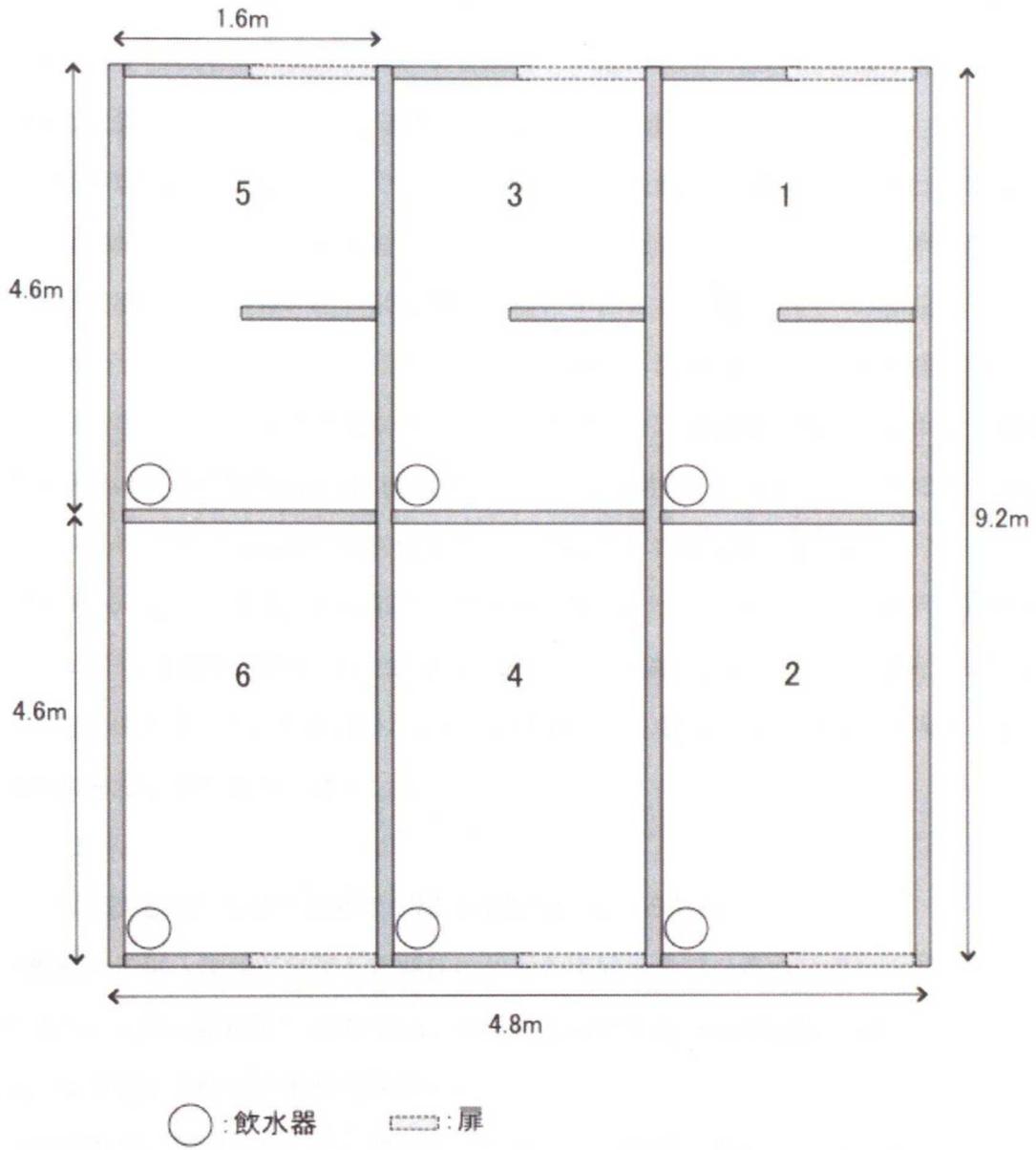


図 1-2. イノシシ飼育棟飼育ペンの概要

2. 移動檻への導入訓練

屋外実験場へ供試個体を移動させるための檻（以下、移動檻）を自作した。移動檻は L 型鋼、平鋼およびワイヤーメッシュを電気溶接し、檻の床面には合板を取り付けて作製した。移動檻の重量は 30kg であった。移動檻の概要は図 1-3 に示した。

実験者が容易に触れることができるほど慣れ、個別飼育を開始した個体は、移動檻への導入訓練を開始した。まず、移動檻に対する馴致を行なうため、飼育ペンの中へ移動檻を入れ檻の中と周囲に飼料を撒いた。供試個体が檻の中に入り、檻や周囲への警戒が見られず落ち着いた状態で飼料を食べるようになった後、実験者が飼育ペンに入り移動檻の横に立ち、その状態でも飼料を食べるようになるまで馴致を続けた。移動檻に慣れた個体は、警戒せずに檻の扉を開けてから 10 秒以内に檻の中へ入り、扉を閉めても暴れることや檻から出ようとする行動が見られず、落ち着いて摂食するようになるまで導入訓練を行なった。

導入訓練が完了するまでの期間には個体差がみられた。個体 A は 1 ヶ月半、個体 B は 3 週間、個体 C は 1 週間、個体 D は 2 週間、個体 E は 1 週間、個体 F は 3 週間、個体 G は 1 ヶ月の訓練期間であった。個体 H は 2 ヶ月以上経っても警戒せずに移動檻に入ることがなく、以降の訓練および実験から除外した。

2. 屋外実験場への移動訓練および屋外実験場に対する馴致

移動檻への導入訓練が完了した個体は、屋外実験場までの移動訓練を行なった。イノシシ飼育棟から屋外実験場までは約 25m、捕獲動物用飼育舎からは約 10m 離れているため、移動檻をアルミ製の 2 輪車に乗せて移動した。

訓練はまず、飼育ペンの外に慣らせるために、移動檻に入れた供試個体をイノシシ飼育棟もしくは捕獲動物用飼育舎の外に移動させ、そこで飼料を与える訓練を 2 週間行なった。その後、2 輪車に乗せて屋外実験場までの行く訓練を 1 週間行なった。最後に、供試個体を移動檻に入った状態で屋外実験場に置き、その場で飼料を与えて屋外実験場およびその周辺環境に対する馴致を行なった。周辺環境に対する警戒や驚愕、移動檻から出ようとして扉を開けようとする行動が見られなくなり、供試個体が落ち着いた状態で摂食を始めるまで馴致を行なった。これらの馴致および訓練を全ての個体が最後まで行なうことができた。

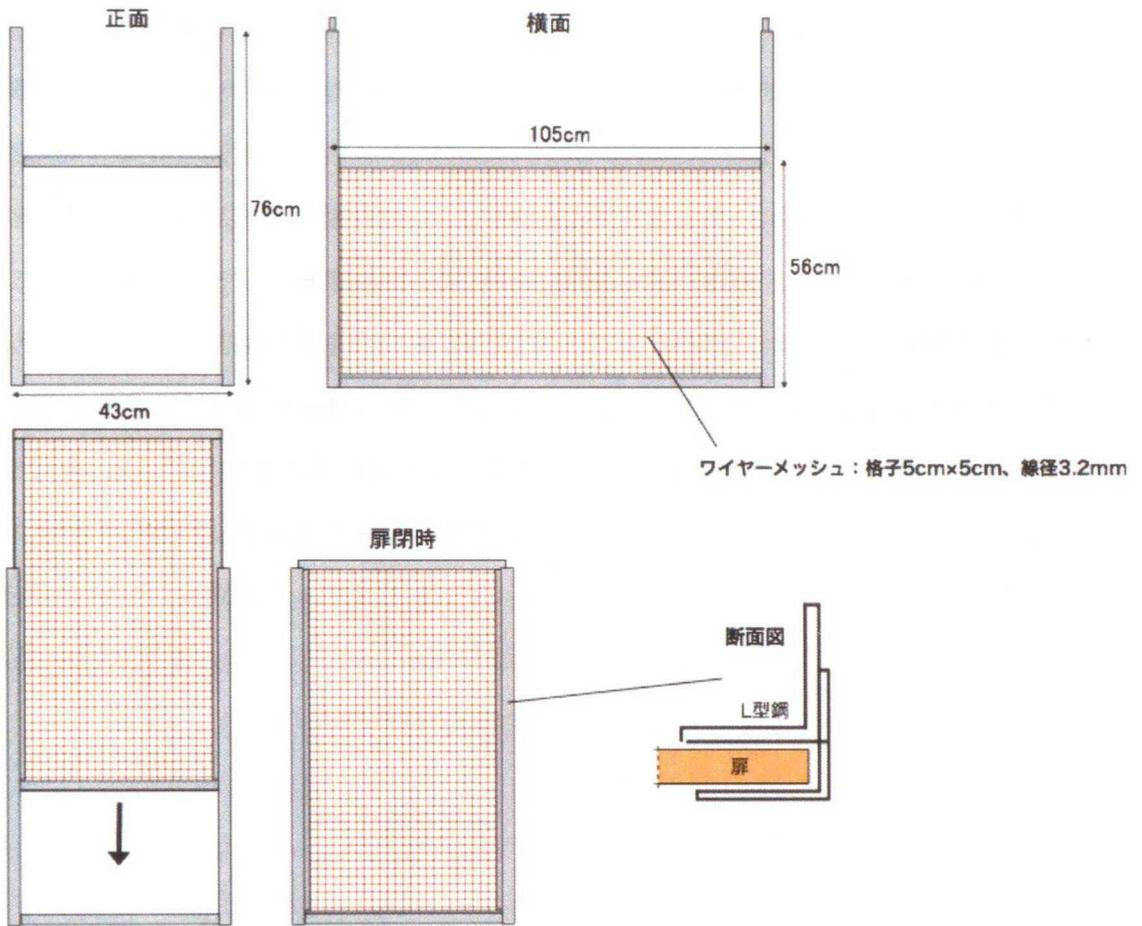


図 1-3. 移動檻の概要

3. 屋外実験場の設計および構築

イノシシにおける迷路実験を行なうための屋外実験場を新たに設計し構築した。実験場の大きさに関してはブタの迷路実験³⁷⁻³⁹⁾を参考に、最大 10m×10m の大きさの迷路を設計しても多少の余裕がある大きさがあり、構築予定場所の大きさを考慮して 11m×11m に設定した。側壁は、イノシシの跳躍実験²⁶⁾とイノシシ飼育棟の側壁を参考に高さ 2m に設定した。屋外実験場の概要を図 1-4 に示した。

屋外実験場の設計立案を実験者が行い、構築は研究センター・業務第 3 課と実験者を中心に行なった。構築はまず、構築場所の整地から開始した(写真 1-1)。構築場所の一部が山林斜面であったため、重機によりその部分を削りとった(写真 1-2)。次に外壁の支柱を立て、その内部にバラストを敷き詰め、その上にコンクリートのひび割れを防止するワイヤーメッシュを敷き、さらにその上からコンクリートを流し込み水平に均す作業を行った(写真 1-3)。コンクリートが硬化した後に外壁に内側からワイヤーメッシュを取り付け、さらにその上に合板を取り付けて完成した(写真 1-4)。

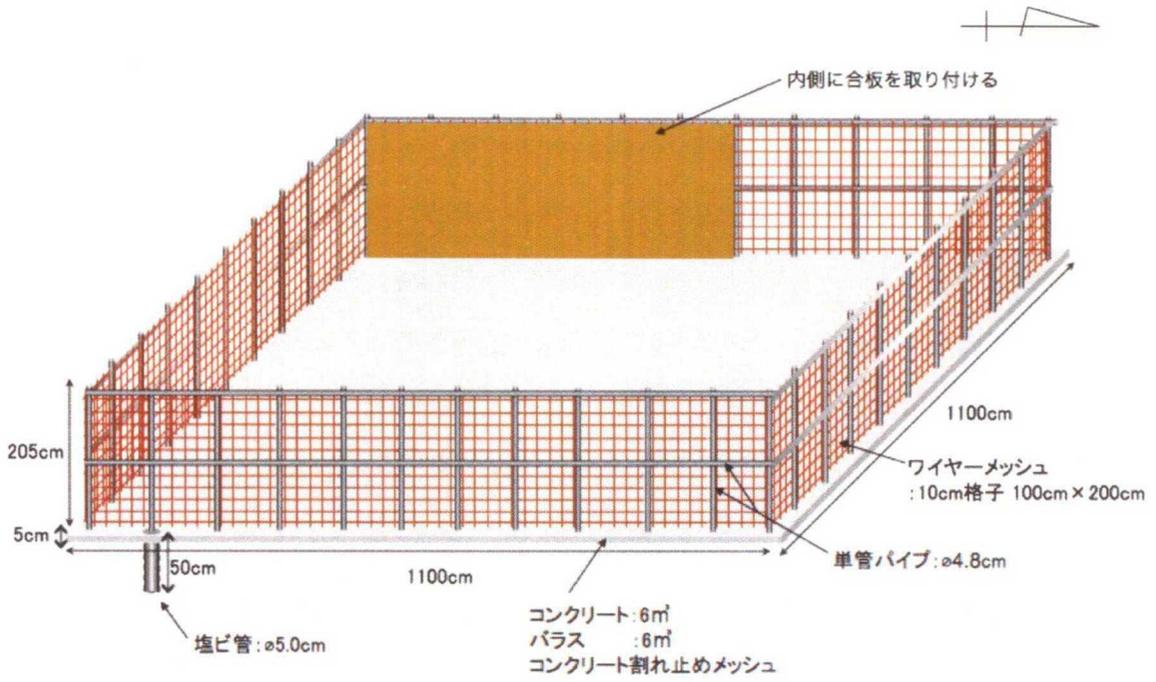


図 1-4. 屋外実験場の概要



写真 1-1. 整地前の構築場所



写真 1-2. 整地後の構築場所



写真 1-3. コンクリートを流し込んだ状態



写真 1-4. 屋外実験場の外観

結果および考察

供試個体を実験施設へ移動し、馴致するまでには、飼育開始後 1 年以上を要する場合があった（表 1-2）。家畜における研究では、実験装置に対する馴致に関しては記述されているものの、実験前の馴致や訓練に関する記述はほとんどなく、実験施設への導入も実験者が後ろから追って誘導する³⁷⁾等により行なっている。家畜は、管理や取り扱い手法が確立されているため、実験を行なうにあたって特別な管理や調教を行なう必要がないことが示唆される。しかし、イノシシのような野生哺乳類を供試動物とする場合は、その管理や調教に特別な手法を必要とし、さらに、彼らの強い警戒心を解くために「人」や「物」に対する馴致を十分に行なうことも必要であり、その期間は家畜と比較すると長期に及ぶことが確認された。

長期間を要したものの、本研究における全ての供試個体が、実験者と飼育施設に対して警戒行動、逃避反応および驚愕反応を示さなくなり、これらに対して十分に慣れたと考えられた。また、個体 H を除く 7 頭の個体が、移動檻への導入訓練を完了し、屋外実験場への移動訓練も完了した。これにより、イノシシの野生捕獲個体においては、生後 1-2 ヶ月から飼育慣らすことにより、実験者や飼育環境によく慣れ、行動実験に供試できるまでの調教および訓練が可能であることも明らかにできた。しかし、Eguchi らの研究²⁷⁾に供試された飼育環境下で誕生したイノシシよりも、本実験の野生捕獲個体のほうが、実験者および飼育施設に対して慣れるまでに長い期間を要しており、野生個体の導入の難しさを示唆するとともに、誕生した環境においてイノシシの警戒心が大きく異なることも考えられた。

個体 A、B よりも個体 C、D、E、F のほうが実験者に対して早く慣れ、移動檻への導入訓練も短期間で終了した。これは、実験者が個体 A、B を管理、調教した経験により、イノシシの取り扱いに慣れたことが、翌年に捕獲された個体の馴致や訓練に大きく影響したためであると考えられた。このことから、大型野生哺乳類を実験に供試する場合には、実験者に対象となる動物を扱った経験があれば、その管理や調教、訓練がより円滑に進むことが示唆された。

移動檻に導入した供試個体は、飼育施設から屋外実験場へ移動することに対して驚愕反応や警戒行動を多く示した。強制的に移動させることは、イノシシに強いストレスと恐怖を与

えている可能性があり、馴致および訓練を円滑に行なうためには、移動距離はできる限り短くすべきだと考えられた。そのため、本研究において屋外実験場を供試個体が日常管理されている場所の近隣に構築したことは、イノシシを強制的に移動させる距離として、適切であったと考えられた。

以上のことにより、イノシシは、実験施設に導入するまでに家畜や実験動物よりも長期間の馴致や訓練を必要とするものの、これらの期間を十分に設けることにより、イノシシを迷路実験に供試できる状態にすることが可能であった。これにより、実験施設と調教および訓練法が確立でき、第2章以降の実験の実施が可能となった。

表1-2. 各馴致・訓練内容とその終了基準および基準に達するまでに要した期間

馴致・訓練内容	終了基準	要した期間(週)
実験者への慣れ	実験者が供試個体に直接手を触れても警戒・逃避反応を示さない	24-40
移動檻への導入	移動檻に10秒以内に入り、移動檻の中で警戒せずに摂食する	1-6
実験施設までの移動	移動中に警戒行動や驚愕反応を示さない	3-4
実験施設への慣れ	移動檻の中で警戒行動や驚愕反応を示さず、摂食する	1-2

第 2 章

イノシシにおけるオープンフィールド実験

目的

第 1 章において、イノシシを迷路実験に供試できるようにするまでの馴致、訓練法の確立とともに、迷路を設置する施設の構築を行なった。しかし、迷路のような障壁で囲まれた実験装置に対してイノシシがどのような反応を示し、そこに対する馴致にどの程度の期間を要するのかは知られていないため、これらを迷路実験の開始以前に調査することにより適切な実験が行なうことができると考えられる。また、イノシシにおける弁別試験では、実験装置のサイズが小さいことにより圧迫感を与え、イノシシが落ち着きをなくし集中力を欠いたことが指摘されている³⁶⁾ことから、本研究の実験装置である迷路に対してイノシシが過度の恐怖心や警戒心を抱き実験を遂行できない可能性も考えられるため、迷路実験を行なう前に閉鎖的な新奇環境に対するイノシシの行動を調査する必要がある。

動物の心理状態の評価や新奇環境に対する慣れを調査する方法の 1 つにオープンフィールド実験がある。オープンフィールド実験は Hall⁴⁰⁾によりラットの情動性を調べるために行なわれた古典的実験手法であるが、現在も齧歯類における研究で広く用いられている⁴¹⁾。オープンフィールド実験は一般的に、供試動物を 1 頭で新奇エリアに導入し、活動量や排便数から新奇環境に対する反応性を調査するものである。近年では、家畜の恐怖心や新奇物に対する反応を評価する実験手法としても用いられている⁴²⁾。大型の野生哺乳類におけるオープンフィールド実験は、これまでに行なわれていないものの、家畜における実験⁴³⁻⁴⁷⁾が多く行なわれているため、実験手法の流用や家畜の行動を参考にして野生哺乳類の恐怖心や警戒心を評価することが可能であると考えられる。

そこで、本章では実験装置内でのイノシシの恐怖心や警戒心、新奇環境に対する慣れを評価することを目的とし、オープンフィールド実験を行なった。

材料および方法

1. 実験場所

実験は、第 1 章で記述した研究センター内に構築した屋外実験場で行なった（図 1-4）。

2. 供試個体

実験には第 1 章に記述した供試イノシシの個体 A、B、C、D および E を供試した。供試個体の詳細は表 2-1 に示した。各個体は、第 1 章における移動檻（図 1-3）に入った状態での屋外実験場に対する馴致を終えてから供試した。供試個体の給餌は 1 日 1 回、16:30 から 17:00 の間に行なった。飼料給与量は通常 600g としていたが、報酬飼料へのモチベーションを高めるために、実験期間においては通常量の約 80%⁴⁸⁾ である 500g とした。

3. 実験装置

実験装置であるオープンフィールドを屋外実験場内に作製した。オープンフィールドの概要は図 2-1 に示した。オープンフィールドの大きさは縦 3m×横 3m×高さ 1.2m とした。作製はまず、合板で高さ 0.9m の基礎となる正方形の枠を作り、高さ 0.3m の金網（5cm 格子）を取り付けて壁の高さを 1.2m に延長した。この壁の高さは、イノシシの弁別実験²⁷⁾ と跳躍実験²⁶⁾ を参考にし、供試個体が飛び越えることのできないと考えられる高さとして設定した。床面はコンクリートであった。

4. 実験方法

実験はまず、屋外実験場へ移動させた供試個体を移動檻に入れたまま、オープンフィールド内に導入した（図 1-4）。次に、オープンフィールドの中央には、日常管理で与えている飼料と同様のものを 100g 置いた。実験者がオープンフィールドの外側から移動檻の扉を開け、供試個体をオープンフィールド内に出し、移動檻の扉を閉めた。5 分後、供試個体を移動檻に戻した。この実験の流れを 1 セッションとし、1 日 1 セッション、連続 3 日間、9:00 から 11:00 の間に行なった。実験中の屋外実験場内には実験者および供試個体の運搬を補助する実験

補助者が 1 名おり、オープンフィールドから 1m 以上離れた位置に供試個体から見えない位置に座って待機した。

5. 行動観察

実験時の供試個体の行動は、2 台のビデオカメラ (SONY: HDR-CX500) を用い死角ができないように記録した。カメラの 1 台は屋外実験場の側壁上部に一脚を用いての位置に取り付け高さ約 2.5m の位置から撮影した。もう 1 台は屋外実験場外の西側の山林斜面に三脚を用いて設置し、高さ 7m の位置から撮影した。供試個体の行動はモニターで観察し、さらに実験後に録画した映像を元にして詳細な解析を行なった。

供試個体の行動は 5 つに分類した。供試個体がオープンフィールド内を歩く、または走る行動を「移動」、飼料を食べる行動を「摂食」、壁および床面に対する鼻による探査行動を「探査」、頭を上下させる、または頭を上げ周囲を確認する行動を「警戒」、壁に前肢を掛けてオープンフィールドの外を確認したり、そのまま外に出ようとする行動を「前肢掛け」と分類した。移動、摂食および探査は、連続観察により発現時間を記録した。警戒および前肢掛けは、発現回数を記録した。

6. 解析方法

セッションおよび個体間における行動の比較を Friedman 検定によって解析した。Friedman 検定により行動の差異が認められた場合、Holm 法によりどのセッションおよび個体間において差異があるのかを解析した。全ての解析には統計解析ソフト R (バージョン 2.11.1) を使用した。

表2-1. 供試個体情報

個体ID	月齢 ¹⁾	性別	体重(kg) ²⁾
A	14	雌	31.5
B	15	雌	30.0
C	10	雄	24.0
D	10	雄	23.0
E	10	雄	24.0

¹⁾捕獲日から推定

²⁾実験開始前日に測定

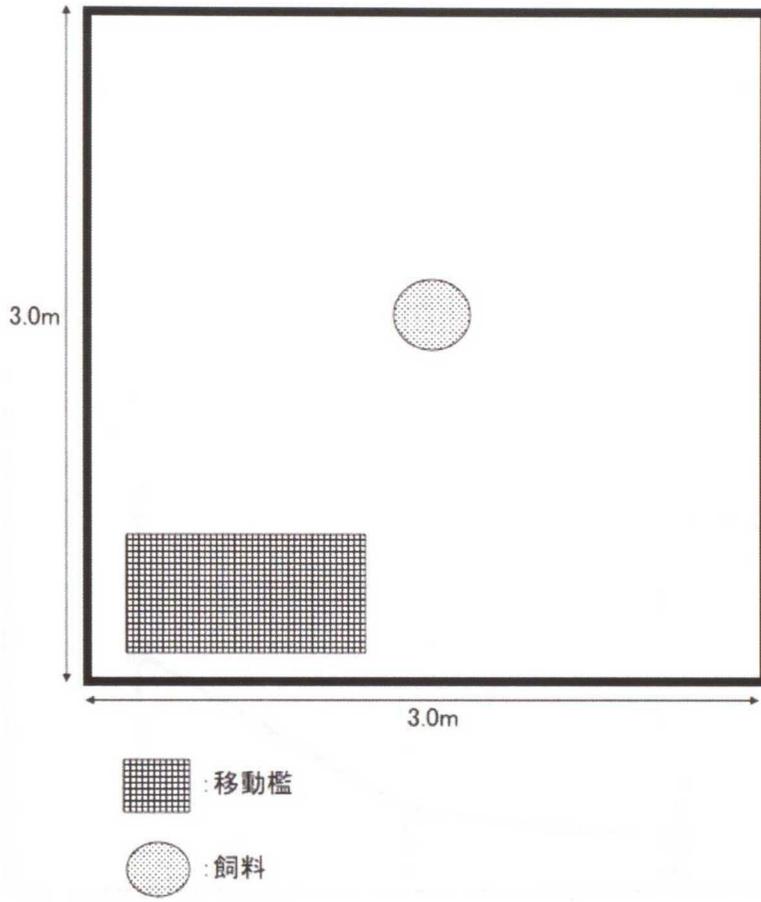


図 2-1. オープンフィールドの概要

結果

セッションごとの移動の発現時間（平均値±SD）を図 2-2 に示した。セッション 1 において 137.2 ± 78.9 秒であった移動の発現時間は、セッション 2 では 47.4 ± 40.5 秒、セッション 3 では 29.0 ± 21.9 秒となり、セッション 1 と比較して有意に短くなった ($P < 0.01$)。個体間において発現時間に統計的な差は認められなかったが、セッションを重ねるごとにばらつきは小さくなった。

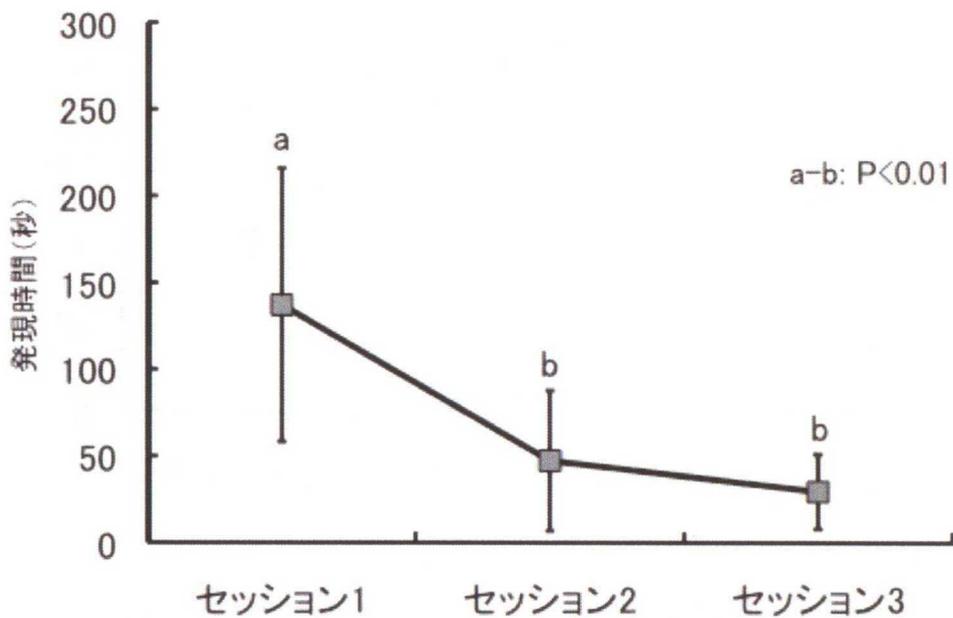


図 2-2. オープンフィールドにおける移動発現時間（平均値±SD）の推移

セッションごとの摂食の発現時間（平均値±SD）を図 2-3 に示した。セッション 1 において 99.8±74.9 秒であった摂食の発現時間は、セッション 2 では 206.6±51.7 秒、セッション 3 では 299.8±29.6 秒となり、セッション 1 と比較して有意に長くなった（ $P<0.01$ ）。個体間において発現時間に統計的な差は認められなかったが、移動の発現時間と同様にセッションを重ねるごとにばらつきは小さくなった。

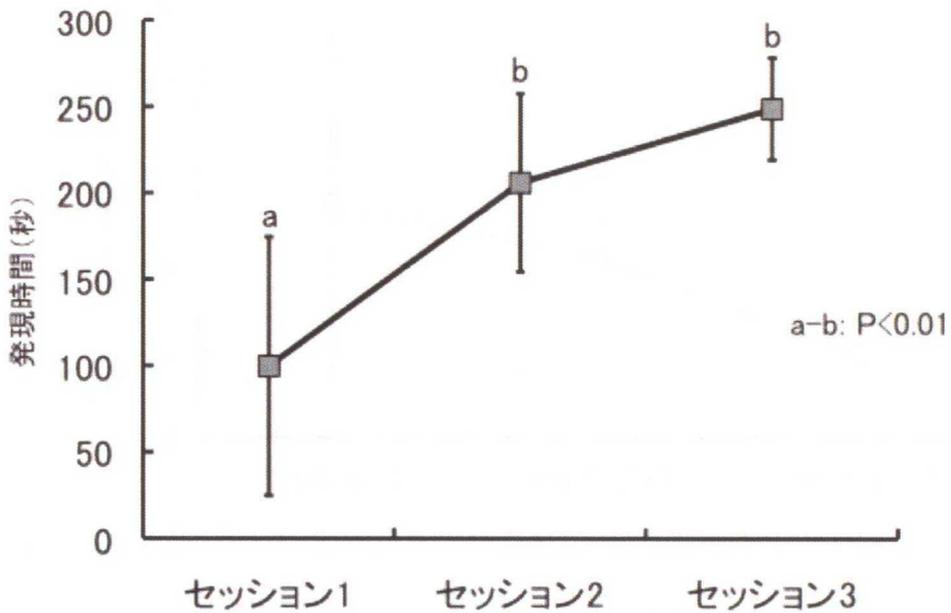


図 2-3. オープンフィールドにおける摂食発現時間（平均値±SD）の推移

セッションごとの探査の発現時間（平均値±SD）を図 2-4 に示した。セッション 1 において 53.6 ± 38.7 秒であった探査の発現時間は、セッション 2 では 41.4 ± 8.7 秒、セッション 3 では 18.4 ± 9.0 秒となり、統計的な差は認められないものの、セッションを重ねるごとに短縮していった。個体間の発現時間においても、統計的な差は認められなかったが、セッション 2 以降のばらつきは大きく減少した。

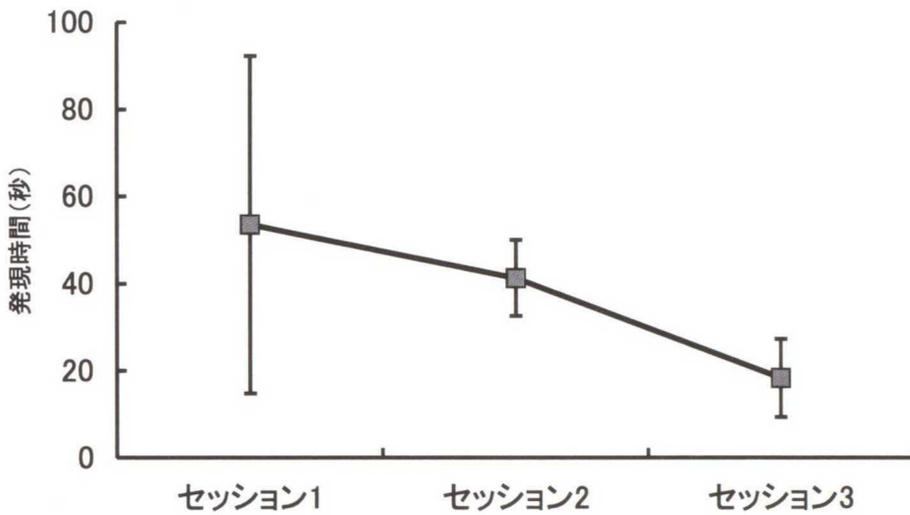


図 2-4. オープンフィールドにおける探査発現時間（平均値±SD）の推移

警戒の発現回数は、セッション 1 では 19.0 ± 9.8 回、セッション 2 では 12.6 ± 7.5 回、セッション 3 では 11.8 ± 7.1 回となり、統計的な差は認められないものの、セッションを重ねるごとに減少していった。個体ごとの発現回数を表 2-2 に示した。発現回数が最も少なかった個体 C の 16 回と比較して、個体 A の 65 回と個体 E の 65 回で有意に多くなった ($P < 0.01$)。

前肢掛けの発現回数を表 2-3 に示した。前肢掛けを発現した供試個体は、2 頭しかおらず、他の 3 頭では全く見られなかった。発現した個体 A では、セッション 1 で 30 回、セッション 2 で 15 回、セッション 3 で 8 回とセッション毎に発現回数が半減した。個体 E でも同様にセッション 1 で 17 回、セッション 2 で 8 回、セッション 3 で 3 回と個体 A と同様に半減もしくはそれ以上の減少が見られた。

表2-2. オープンフィールドにおける各供試個体の警戒回数

	セッション1	セッション2	セッション3	合計
個体A	28	21	16	65 ^a
個体B	17	10	6	33 ^{ab}
個体C	7	4	5	16 ^b
個体D	13	8	10	31 ^{ab}
個体E	30	20	22	72 ^a

a-b: P<0.01

表2-3. オープンフィールドにおける各供試個体の前肢掛け回数

	セッション1	セッション2	セッション3
個体A	30	15	8
個体B	0	0	0
個体C	0	0	0
個体D	0	0	0
個体E	17	8	3

考察

本実験において、オープンフィールドにおけるイノシシの移動は減少し、それに対応するように摂食は増加した。ブタにおけるオープンフィールド実験では、セッションが進むにつれ移動量が減少しており、新奇環境に対する慣れとの関連が報告されている⁴⁹⁾。本実験と同様に1日1セッションを連続3日間行なったウシにおける実験においても、移動量の減少が報告されている⁵⁰⁾。このような家畜と同様の結果が本実験においても得られたことは、オープンフィールドにおける移動の変化が、イノシシにおいても新奇環境に対する慣れと関連していると考えられ、セッションを重ねるごとに移動が減少したことは、イノシシが新奇環境であるオープンフィールドに慣れていったことを示唆していた。また、オープンフィールド内におかれた餌に対してラットは、その環境に慣れてから摂食することが報告されており⁵¹⁾、本実験のイノシシにおいて摂食の増加が見られたことが、オープンフィールドへの慣れを示していることも考えられた。さらに、オープンフィールドでのイノシシの行動の殆どが移動と摂食であったことから、移動の減少が直接的に摂食の増加に繋がっていることは明白であり、落ち着いた状態である摂食の増加が、新奇環境への慣れを示していることも考えられた。

家畜の実験においては、移動を恐怖や不安の反応ではなく、その動物の活動性と関連しているとする報告もある^{42, 43, 52)}。しかし、本実験中のイノシシの移動はほとんどが早足であり、日常の飼育環境で見られるようなゆっくりと歩くことは少なかった。さらに、移動を止めて静止し、周囲を確認および警戒してまた移動するというパターンが多く、本実験の移動は活動性よりも新奇環境に対する警戒や恐怖を示していたと考えられた。

セッション1における移動、摂食および探査には個体間のばらつきが大きく、個体によって新奇環境に対して警戒心や恐怖心が大きく違うことを示唆していた。ただ、セッション2ではこれらのばらつきは小さくなり、セッション1と比較して特に移動と摂食の発現時間が大きく変化していることから、イノシシが新奇環境や新奇物を経験し、それらが安全であると確認できると、その後、急激な慣れが生じる可能性も示唆された。

本実験における警戒行動がセッション間で変化がなかったことは、イノシシの強い警戒心に由来していると考えられる。江口⁵³⁾は、人からの圧力がほとんどない場所に生息している

野生イノシシの群れが、林縁部の茂みから毎日出没している開けた場所へ現れる時に、必ず茂みとの境界で一旦停止して周囲の安全を確認する行動を観察し、イノシシが強い警戒心もっていることを報告している。本実験においても、移動と摂食の変化から馴致が進んでいると考えられたオープンフィールドにおいて、警戒心の強さから周囲の環境に対する警戒は、短期間で大きく変化せず、イノシシは飼育個体であっても警戒心が強い動物であることが示唆された。イノシシは単独の場合であると警戒行動が増加することが報告されている⁵⁴⁾が、本実験では警戒回数には個体差があり、回数が多くなった2個体は新奇環境に対して特に敏感であり、警戒心や恐怖心が特に強い可能性が考えられた。さらに、前肢掛け行動を発現した個体も同一の2頭であったことも、これを支持すると考えられた。警戒および前肢掛けは、今後の迷路実験における装置への馴致や実験に対するモチベーションに関連してくる可能性があり、次章において実際に迷路装置へ導入した結果と合わせて考察することにより、明らかにできると考えられる。

以上のことから、オープンフィールド実験により、壁で囲まれた新奇環境にイノシシを導入すると、警戒心および恐怖心により落ち着きのない状態となるものの、短期間でその環境に慣れることが示唆された。また、新奇環境に対する警戒や実験装置へ閉じ込められることに対する恐怖には個体差があり、オープンフィールドでの警戒行動が、迷路実験における訓練期間や供試個体としての適正を判断する指標になる可能性が示唆された。

第3章

イノシシにおける複合 T 字迷路を用いた学習能力の評価および評価指標の検討

目的

家畜における迷路実験では、家畜種や実験設計等を考慮して独自に考案された迷路による研究が行なわれている。

Gustafsson ら²¹⁾は、ブタとイノブタの迷路成績から家畜化による採食行動の変化を研究するために報酬区画が 6 カ所と通路からなる迷路を使用した。報酬区画から別の報酬区画へ移動するためには通路に設置された障壁を飛び越えなければならぬ構造であった。Jansen ら⁵⁵⁾は、ブタにおいて飼育環境の違い、個体の気質の違いが空間認知能力に影響を及ぼすかトルーマン迂回路試験を基に考案した迂回路迷路で調査した。また、Marinier と Alexande²⁴⁾はウマの学習能力と記憶力を調査するために、袋路が 3 カ所ある迷路を設定した。これらの迷路は、実験に供試した動物の体格や行動特性を基に検討されたため、対象動物の学習能力を適切に評価していると思われる。

イノシシにおける迷路実験は実施された例がないため、迷路装置の大きさや形状に関してどの程度のものが適当であるか検討する必要がある。さらに装置に対する馴致や訓練に関する手法や期間も第 2 章におけるオープンフィールド実験の結果と合わせて検討しなければならない。そこで本実験では、T 字迷路を組み合わせた独自の迷路を作製し、イノシシの学習能力を評価するとともに、その評価指標、迷路装置の形状、馴致および訓練手法に関する検討も行なった。

材料および方法

1. 実験場所

実験は、第 1 章で記述した研究センター内に構築した屋外実験場で行なった (図 1-4)。

2. 供試個体

実験には第 2 章の実験に供試したイノシシと同じ 5 頭を供試した。供試個体の詳細は表 3-1 に示した。供試個体の給餌は 1 日 1 度、16:30 から 17:00 の間に行なった。飼料給与量は通常 600g としていたが、実験期間においては第 2 章と同様に通常量の約 80% である 500g とした。

3. 実験装置

T 字選択箇所が 2 つある複合迷路を屋外実験場内に作製した (図 3-1)。高さ 0.9m の合板を組み合わせて迷路の基礎を作り、高さ 0.3m の金網 (10cm 格子) を合板上部に取り付けて壁の高さを 1.2m に延長した。第 2 章のオープンフィールド実験において装置の外へ跳躍して出る個体はいなかったため、本実験の迷路壁の高さも同一に設定した。迷路の通路幅は 1m とした。床面はコンクリートであった。

4. 馴致および訓練方法

馴致および訓練は、迷路内を合板で仕切ることにより直線路および T 字路部分を作り出し、そこを利用して行なった (図 3-2)。まず、直線路において馴致および訓練を連続 3 日間行なった。供試個体を移動檻に入れたまま直線路の一端に設置しそこをスタートボックスとした。もう一端には報酬となる焼き菓子 (カルケットボーロ: 株式会社カルケット C30, 栄養成分は表 3-2 に示した。) 5 粒を設置した。この報酬は、Eguchi らのイノシシにおける弁別実験²⁷⁾ に使用されたものと類似した製品を選び、本実験開始以前に供試個体に与えて嗜好性が高いことを確認した。以後の訓練および本試験もこれと同様のものを報酬とした。直線路における馴致と訓練の後、連続 7 日間の T 字路における馴致および訓練を行なった。T 字路にお

いても直線路と同様にスタートボックスを T 字の直線部分端に設置し、どちらか一方のアーム先端部分に報酬を設置した。報酬を設置したアームの位置はランダムに選んだ。

両訓練とも、スタートボックスの扉を迷路外から実験者が開け、供試個体を迷路内に放ち、報酬を全て摂食した後スタートボックスに戻した。報酬を摂食せずに 5 分間経過した場合は、実験者が報酬まで誘導し供試個体が報酬を摂食したことを確認した後、スタートボックスに供試個体に戻した。この一連の流れを 1 試行とし、直線路および T 字路のどちらとも 1 セッション当たり 10 試行、1 日当たり 1 セッション行なった。実験中の屋外実験場内には実験者および実験補助者が 1 名おり、供試個体が迷路に放たれている間は、迷路から 1m 以上離れ、供試個体から見えない位置に座って待機した。両訓練とも、設定した期間において報酬を摂食しない場合や、警戒行動や驚愕反応が頻繁に認められた場合には、期間を延長して訓練を続けた。

5. 本試験方法

本試験は馴致および訓練と同様に、スタートボックスである移動檻を迷路のスタート地点に設置し、ゴール地点に報酬を設置して行なった (図 3-1)。報酬の量は訓練時と同様とした。スタートボックスの扉を迷路外から実験者が開け、供試個体を迷路内に放ち、ゴールに到達して報酬を全て摂食したところで終了とした。終了した個体は、迷路内を通してスタートボックスに戻した。報酬を摂食せずに 5 分間経過した場合は、実験者が報酬まで誘導し、供試個体が報酬を摂食したことを確認した後、スタートボックスに供試個体に戻した。この一連の流れを 1 試行とし、1 セッション当たり 6 試行、1 日 1 セッション行なった。本試験は連続 4 日間行なった。

6. 記録方法および記録項目

実験時の供試個体の行動は、2 台のビデオカメラ (SONY: HDR-CX500) を用い死角ができないように記録した。カメラの 1 台は屋外実験場の南側壁上部に一脚を用いての位置に取り付け高さ約 2.5m の位置から撮影した。このカメラの位置は第 2 章の実験とは別の位置であった。もう 1 台は屋外実験場外の西側の山林斜面に三脚を用いて設置し、高さ 7m の位置から撮影した。このカメラの位置は第 2 章の実験と同様であった。これらのビデオカメラに対し

て供試個体は、注視等の警戒行動を示すことはなかった。

供試個体の行動はモニターで観察し、さらに実験後に録画した映像を元にして詳細な解析を行なった。

学習能力評価のために到達時間、エラー回数、逆走回数および警戒回数を記録した。到達時間は供試個体がゴールにたどり着き報酬を食べるまでの時間とした。供試個体の両前肢がエラーエリアに入った場合をエラーとして記録した。供試個体が正解経路においてスタート方向に頭を向けて移動した場合を逆走として記録した。静止し、頭を上げて周囲を確認する行動を警戒として記録した。

7. 解析方法

到達時間、エラー回数、逆走回数および警戒回数にセッション間で変化が認められるかどうかを **Friedman** 検定によって解析した。**Friedman** 検定により変化が認められた場合、**Holm** 法によりどのセッション間において変化があるのかを解析した。全ての解析には統計解析ソフト **R** (バージョン 2.11.1) を使用した。

表3-1. 供試個体の概要

個体	月齢 ¹⁾	性別	体重(kg) ²⁾
A	16	雌	33.5
B	17	雌	30.5
C	10	雄	26.5
D	10	雄	26.0
E	10	雄	26.0

¹⁾ 捕獲日から推定

²⁾ 実験前日に測定

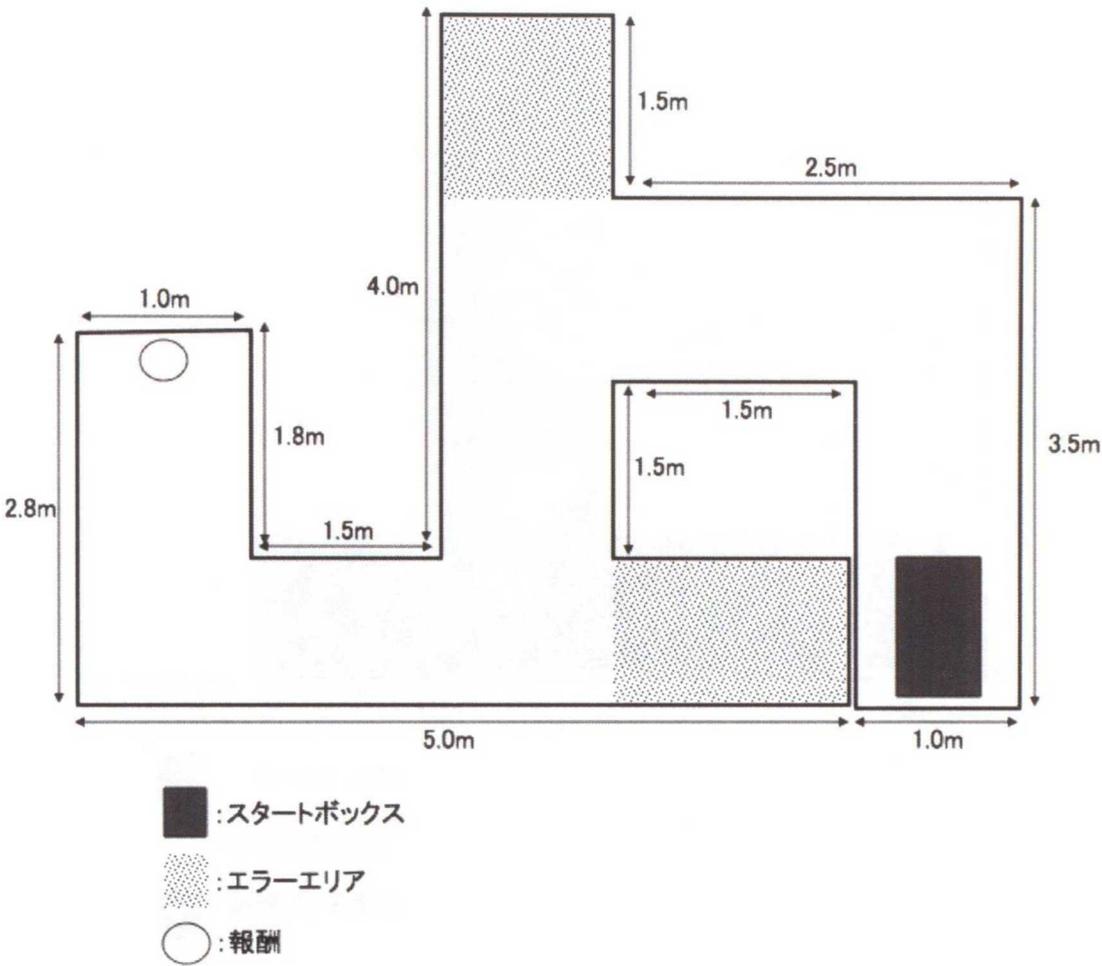


図 3-1. 複合 T 字迷路の概要

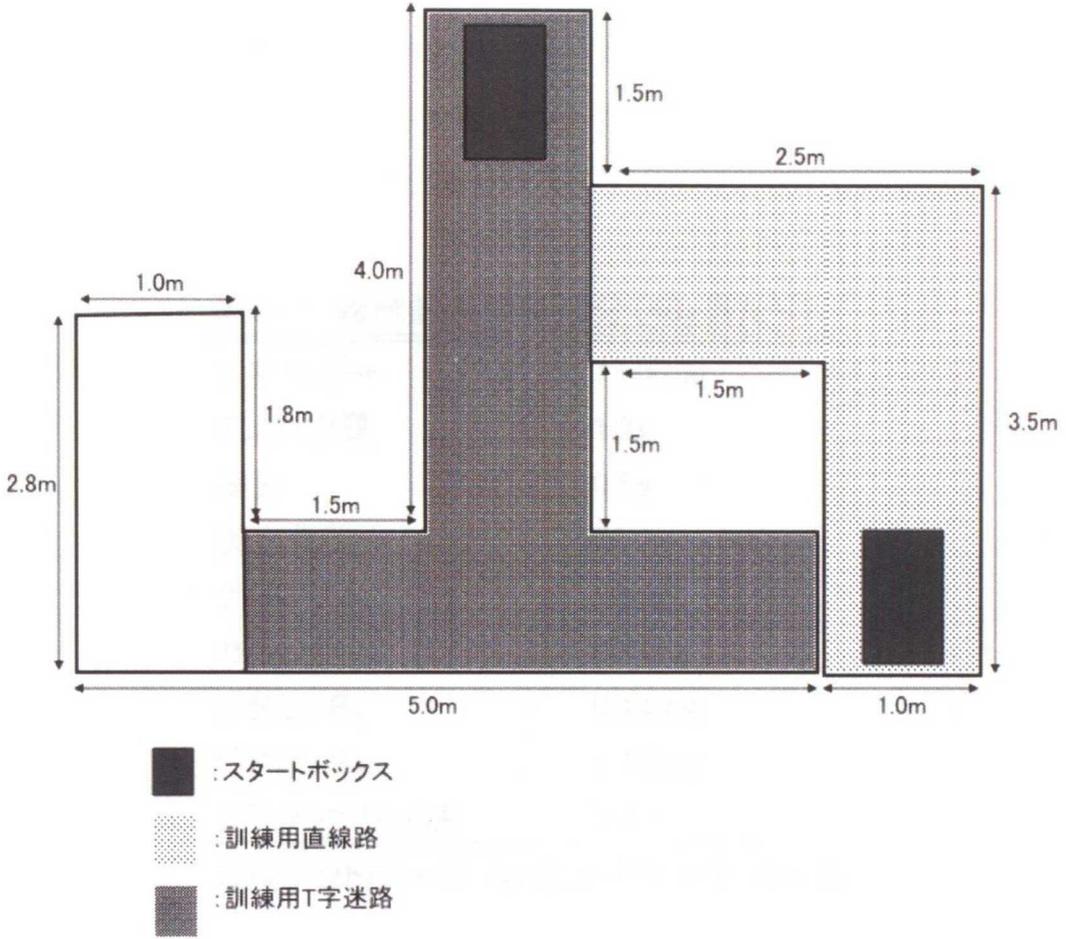


図 3-2. 馴致・訓練における直線路および T 字迷路

表3-2. 報酬飼料栄養成分(40g当たり)

エネルギー	154kcal
タンパク質	1.2g
脂質	0.5g
炭水化物	36.2g
ナトリウム	20mg
カルシウム	300mg
ビタミンB ₁	0.14mg
ビタミンB ₂	0.14mg
フラクトオリゴ糖	0.5g

カルケットボーロ: 株式会社カルケットC30

結果

個体 B、C および D の 3 個体は馴致および訓練を終えて、本試験を行なえた。しかし、個体 A および E の 2 頭は馴致と訓練を最後まで行なうことができなかった。この 2 頭は、迷路壁を飛び越えようと試みる、迷路から脱出するために装置を破壊する等の行動が無くなることなく、落ち着きのない状態が続いたため、本試験に供試しなかった。

セッションごとの到達時間 (平均値±SD) を図 3-3 に示した。到達時間はセッション 1 で 640.0 ± 164.0 秒であったが、セッション 3 では 168.6 ± 150.4 秒となりセッション 1 と比較して有意に短くなった ($P < 0.05$)。セッション 4 においても 80.3 ± 43.8 秒となりセッション 1 と比較して有意に短くなった ($P < 0.01$)。セッション 2 は 305.3 ± 165.7 秒となり、セッション 1 と比較して短くなる傾向 ($P = 0.07$) が見られた。

セッションごとのエラー回数 (平均値±SD) を図 3-4 に示した。セッション 1 において 17.0 ± 3.4 回であったエラー回数は、セッション 2 では 3.6 ± 2.5 回、セッション 3 では 1.6 ± 1.1 回となりセッション 1 と比較して有意に少なくなった ($P < 0.01$)。セッション 4 においてエラーを犯す個体はいなかった。

セッションごとの逆走回数 (平均値±SD) を図 3-5 に示した。セッション 1 において 20.0 ± 5.1 回であった逆走回数は、セッション 2 では 5.6 ± 2.3 回、セッション 3 では 2.6 ± 2.0 回、セッション 4 では 0.6 ± 1.1 回となりセッション 1 と比較して有意に減少した ($P < 0.01$)。

セッションごとの警戒回数 (平均値±SD) を図 3-6 に示した。セッション 1 において 75.3 ± 36.3 回であった警戒回数は、セッション 2 では 31.0 ± 12.5 回、セッション 3 では 13.6 ± 13.4 回、セッション 4 では 7.6 ± 7.3 回となりセッション 1 と比較してセッション 3 およびセッション 4 において有意に減少した ($P < 0.01$)。

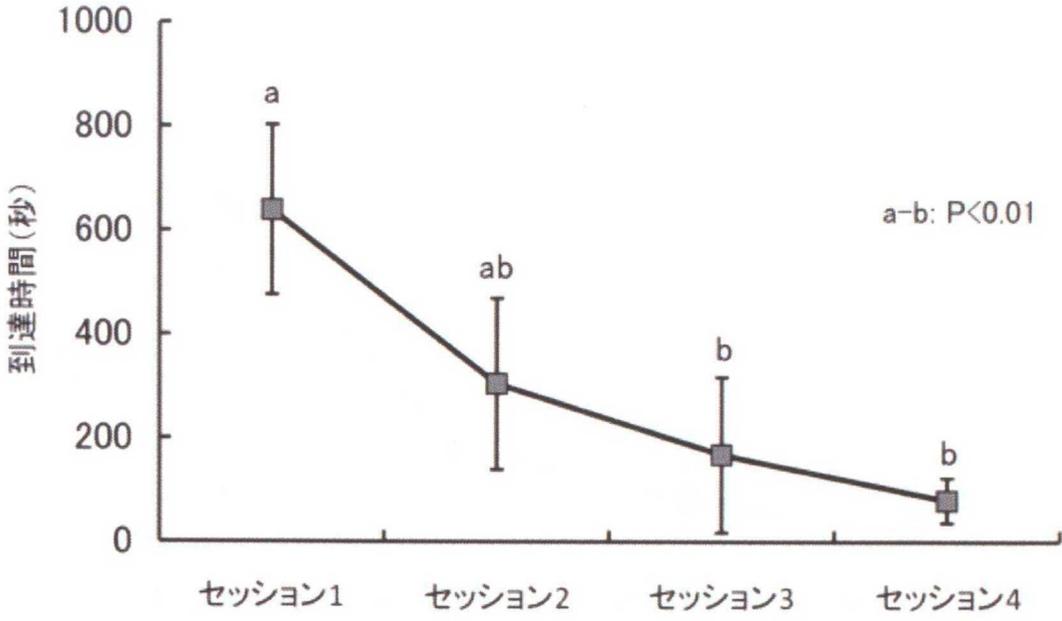


図 3-3. セッションごとの平均到達時間

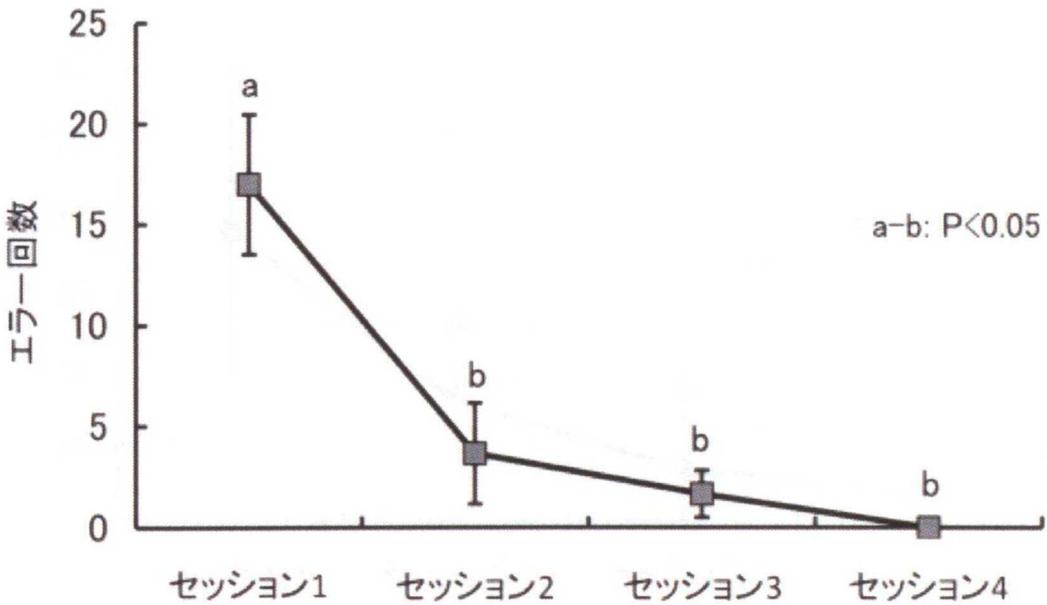


図 3-4. セッションごとの平均エラー回数

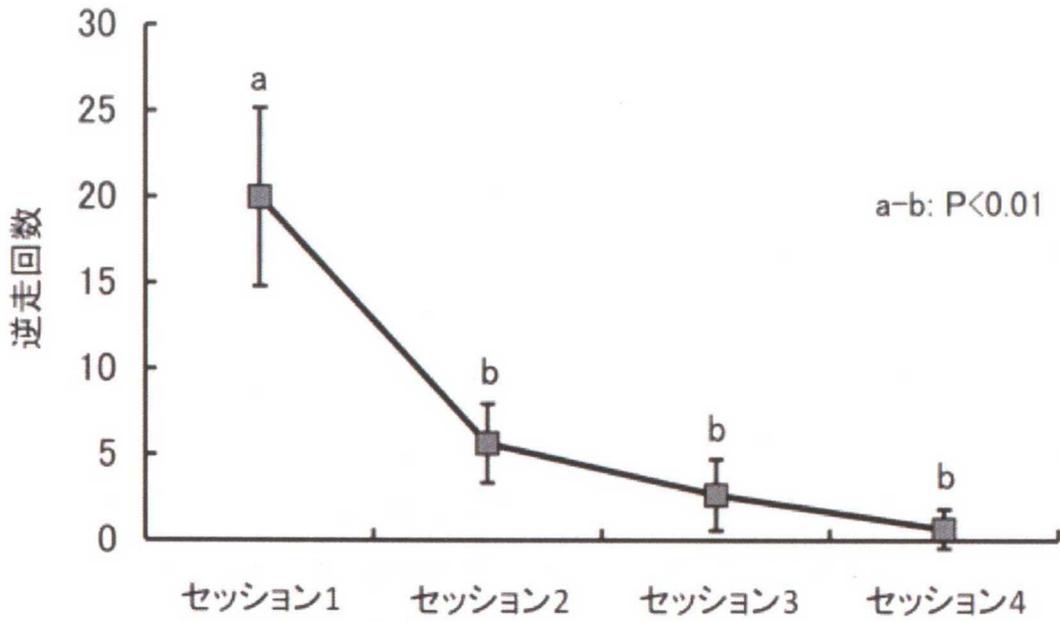


図 3-5. セッションごとの平均逆走回数

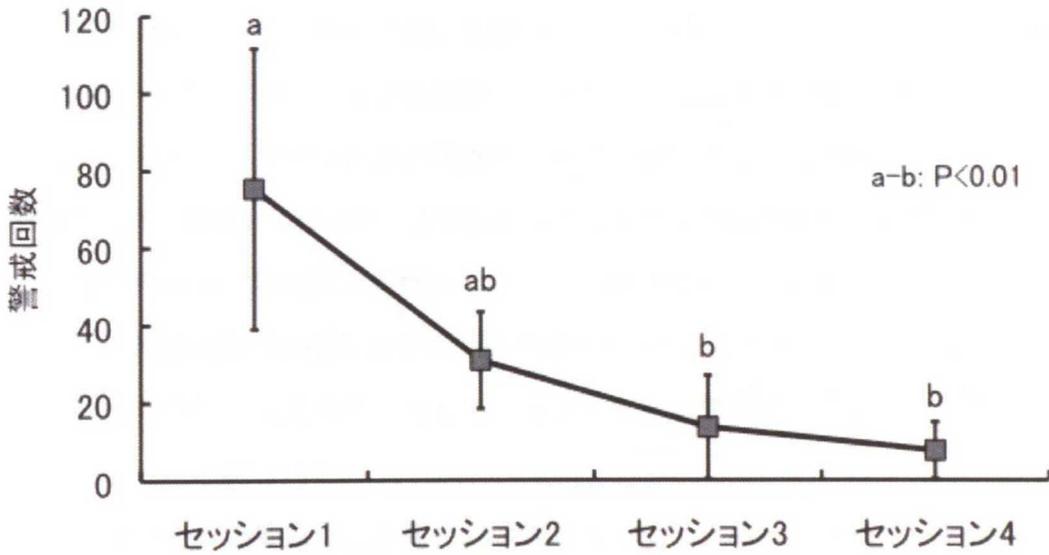


図 3-6. セッションごとの平均警戒回数

考察

ゴールまでの到達時間とエラーの回数は、ラットやマウス等の実験動物における迷路実験で学習能力を評価するための重要な指標である。放射状迷路において1度訪れたアームに再度侵入することは空間認知能力が劣ることの証拠として解釈されており⁵⁶⁾、到達時間はMorris水迷路において成績を評価するために使われていた²⁾。これらの指標は家畜における迷路実験においても使用されており、Leeら²²⁾はヒツジにおける実験で3日間の試験で到達時間とエラー時間が減少したことを学習の指標として用いている。ウマにおいては試行毎に到達時間が減少し、エラーは平均12.7試行で見られなくなったことが学習能力として評価された²⁴⁾。本実験においても、到達時間は短縮し、エラー回数が減少したことは、4日間のテスト期間においてイノシシの迷路成績が向上したことを示唆している。このことから、イノシシにおける迷路実験でも到達時間とエラー回数は、学習能力を評価する重要な指標であることが考えられた。

本実験におけるイノシシの迷路成績を家畜と比較すると、実験装置が異なることことから一概には言えないものの、類似した成績であった。Leeら²²⁾のヒツジにおける迷路実験では到達時間とエラーエリア滞在時間が実験1日目と比較して2日目で有意に短縮している。Jansenら⁵⁵⁾のブタにおける迷路試験でも実験2日目に有意な到達時間の短縮とエラー回数の減少がみられ、ブタが短期間で複雑な迷路を学習することを示唆していた。ウシにおける迷路実験でも、実験1日目よりも2日目および3日目で到達時間の短縮が報告されている⁵⁷⁾。これら家畜の実験と同様に本実験のイノシシにおいてもセッション1と比較してセッション2で急激な到達時間の短縮とエラー回数の減少がみられ、イノシシが家畜と同等の学習能力を有していることが考えられた。そして、イノシシも短期間で、実験的な迷路を学習することができることが示唆された。

逆走はイノシシの警戒心と恐怖心が原因となっているのかもしれない。スタートボックスは本実験以前の長期間に及ぶ馴致により、供試個体にとって十分に慣れている場所であり、安全が確保されている場所でもあった。そのため、迷路内で警戒心や恐怖心を抱いた供試個体は安全な場所へ戻ろうとして、逆走したと考えられる。供試個体は、試行を繰り返すごと

に迷路装置に慣れ、警戒心と恐怖心が低下したため逆走回数が減少したと考えられ、このことは、警戒の回数が減少した結果からも関連づけることができた。家畜における迷路実験では警戒や慣れに関する詳細な記述はほとんどなかった。しかし、警戒と慣れに関しては野生動物の研究において非常に重要な要素となっている。迷路内での警戒回数と逆走回数の変化は、イノシシにおける新奇環境に対する警戒や慣れを評価するための重要な指標となることが考えられた。

本実験では、2頭が馴致と訓練を完了できなかった。そして、この2頭は第2章におけるオープンフィールド実験において警戒回数が他の個体よりも多く、オープンフィールドの外壁に前肢を掛ける行動がみられた個体でもあった。第2章において、この2頭を新奇環境に対して特に敏感であり、警戒心や恐怖心が特に強い可能性があると考えたが、本実験からもそのことが裏付けられ、このような警戒心や恐怖心が特別強い個体に関しては、より長期の馴致を行なう等の馴致・訓練手法を変更するか、実験装置に慣れづらいため、実験の供試個体として適切でないと判断し実験から除外すべきだと考えられた。このことは前章のオープンフィールド実験の有用性を示すものでもあった。

以上のことより、複合迷路においては、イノシシが家畜と同等もしくはそれ以上の学習能力を持つことが示唆され、イノシシにおいても到達時間とエラー回数が、齧歯類の迷路実験と同様に学習能力を評価する指標として有用であることも示唆された。これにより、より難易度の高い迷路実験をイノシシにおいても行なえる可能性が考えられた。また、警戒心が特に強く実験装置に慣れにくい個体は、供試個体として適切でないことが、第2章と同様に本実験においても示された。

第4章

イノシシにおける Hebb-Williams 迷路を用いた学習能力の評価

目的

Hebb と Williams¹⁷⁾ がラットの知能評価テストのために考案したフィールド型迷路が Hebb-Williams 迷路であり、Rabinovitch と Rosvold¹⁸⁾ によって改良され、脳損傷や薬物等の効果を調べるために用いられている。ラット以外にも、ネコ、フクロギツネ、フェレット等の小・中型哺乳類で、この迷路による学習能力評価が行なわれている⁵⁸⁻⁶⁰⁾。また、中・大型家畜においても、実験動物と同型の迷路やその一部を利用した実験がいくつか行なわれ、学習能力が調査されている。

Kilgour¹⁹⁾ は Hebb-Williams 迷路によりウシの学習能力を調査した。全ての供試ウシが訓練課題で基準に達し、テスト課題においてもエラーが試行の早い段階で減少したことを報告している。McCall ら²⁰⁾ は Kilgour がウシで利用したのと同じ Hebb-Williams 迷路によりウマの学習能力を調査した。その結果、迷路成績の個体差は大きく、エラーが他の動物種より大きくなったが、学習速度は比較的速かったことを報告している。De Jong ら⁶¹⁾ は Hebb-Williams 迷路の課題の一部を改良してブタの学習能力を調査し、どの迷路課題においても試行の速い段階で迷路を学習したことを報告した。

Hebb-Williams 迷路は迷路デザインと評価方法が確立され、比較的多くの動物種で実験が行なわれていることから、動物種間で学習能力の比較ができるという利点がある。しかし、Hebb-Williams 迷路を使用した大型の野生哺乳類における実験はこれまで行なわれておらず、イノシシにおいてこの迷路実験を行なうことは、小型哺乳類や家畜と学習能力を比較できる有効な手法であるかもしれない。また、Kilgour¹⁹⁾ はこの迷路の利点として、供試動物を訓練課題において迷路環境および課題に十分に慣れさせ、その後の試験課題も訓練課題と基本構造が変わらないものを使用できることを述べている。第2章および第3章から、イノシシの迷路成績には警戒心が大きく関連しており、迷路に対する十分な馴致や訓練が必要となることが考えられたため、Hebb-Williams 迷路の訓練課題を十分に行ない迷路環境に十分に慣れ

させる手法は、イノシシに適合する可能性も高い。

本実験では、Hebb-Williams 迷路におけるイノシシの学習能力を調査することを目的とし、その結果から他の動物種との学習能力の比較を行なった。

材料および方法

1. 実験場所

実験は、第 1 章で記述した研究センター内に構築した屋外実験場で行なった（図 1-4）。

2. 供試個体

実験には第 1 章に記述した供試イノシシの個体 A、B、C、D、E および F を供試した。供試個体の詳細は表 4-1 に示した。個体 A から E までの 5 頭は第 3 章までの実験終了後、新たに実験に供試した個体 F は、第 1 章に記述した屋外実験場に対する馴致終了後に供試した。供試個体の給餌は 1 日 1 度、16:30 から 17:00 の間に行なった。飼料給与量は通常 600g としていたが、実験期間においては通常量の約 80%である 500g とした。

3. 実験装置

実験装置である Hebb-Williams 迷路（以後、H-W 迷路）を屋外実験場内に作製した（図 4-1）。H-W 迷路の大きさは 7m 四方とし、6m 四方の迷路本体部分と、ゴールから迷路本体を通らずにスタートまで戻すための幅 1m の通路とした。迷路の作製はまず、高さ 0.9m の合板で、基礎となる 7m 四方の正方形の外壁を作り、その中に迷路部分と通路部分を分ける L 字の壁を外壁と同様の素材で作製した。外壁および L 字の壁は、高さ 0.3m の金網（5cm 格子）を壁上部に取り付けて、壁の高さを 1.2m に延長した。迷路内での供試個体の経路を正確に記録するため迷路全体を 36 の正方形グリッドに区切った。図 4-1 において細い実線でこのグリッドを示した。このグリッドはラット等の小型哺乳類による実験では床面に書いて区切ることが一般的であるが、本実験ではウシとウマにおける実験を参考にし、ポリエチレン製の黒い紐を外壁と L 字壁の合板上部に 1m 間隔で固定し、1 辺が 1m の正方形グリッドを迷路の上面に作製した。床面はコンクリートであった。

4. 馴致方法

迷路に対する馴致を 10 日間行なった。後述する訓練および試験課題の障壁が無い迷路へ供

試個体を導入し、自由に行動させた。屋外実験場へ移動させた供試個体を移動檻に入れたまま、迷路のスタート部の通路に置き（図 4-1）、迷路の外から実験者により移動檻の扉を開けて供試個体を放した。馴致は 1 日 1 回、9:00 か 12:00 の間に、1 頭当たり 10 分間行なった。最初の 5 日間は迷路内の 4 角および中央に飼育用飼料（表 1-1）を 150g まき、その後の 5 日間はゴールのみに飼料をまいた。10 分間の試行終了後、供試個体にゴールを通過させ、スタートに戻る通路をゴール方向へ逆走させないように誘導して移動檻に戻した。

5. 訓練課題

Hebb と Williams¹⁷⁾ によって考案され、Rabinovitch と Rosvold¹⁸⁾ によって改良された訓練課題の 6 課題（課題 A から F）を馴致が完了した供試個体で行なった。訓練課題の課題パターンを図 4-2 に示した。訓練課題は迷路内に内壁を設置し、その設置位置を変更することで課題のパターンを変化させた。内壁は高さ 0.9m の合板で作製し、迷路上部の正方形グリッドを目安にして組み替えおよび設置を行なった。訓練は課題 A から F の順で、1 日 1 課題、課題あたり 9 試行、8:30 から 12:00 の間に行なった。

訓練はまず、馴致と同様の位置に供試個体を移動檻に入れたまま導入した。移動檻は訓練および後述した試験課題においてスタートボックスとして利用した。次に、実験補助者によりゴールに報酬が置かれた。報酬は第 3 章の実験で使用したものと同様の焼き菓子（表 3-2）7 粒とした。報酬設置後、実験者が迷路の外側からスタートボックスの扉を開け、供試個体を迷路内に放ち、扉を閉めた。ゴールまでたどり着き報酬を摂食した個体は、通路を通してスタートボックスへ戻した。スタートボックスに戻った供試個体には少量の飼料を与えて待機させ、その間に実験補助者によって報酬を設置した。1 試行の最大時間を 5 分間に設定し、5 分間でゴールにたどり着けない場合は実験者により供試個体をゴールまで誘導した。

課題 E と F において 9 試行中 8 試行でゴールまでエラー無しで到達した場合を練習課題終了の基準とした。課題 F まで 1 通り終了した時点で基準に達しなかった場合は、課題 E と F をそれぞれ基準に達するまで繰り返し行なった。

実験中の実験者および実験補助者は、実験者はスタート付近に、実験補助者はゴール付近に迷路から 1m 以上離れた位置に供試個体から見えない位置に座って待機した。

6. 試験課題

Kilgour¹⁹⁾によるウシの実験に使用された試験課題の12課題（課題1から12）を訓練課題が完了した供試個体で行なった。試験課題の課題パターンを図4-3に示した。試験課題も訓練課題と同様の材料と方法で内壁を設置した。課題1、2、5、6、9および10は迷路の中央部を、課題7および8は迷路の左側面、課題3、4、11および12は迷路の右側を通ると課題を解決できるように設定されていた。また、奇数の課題は、課題を解決するために選択箇所において動物が正解経路を離れずに視覚的な情報のみによって正しい選択ができる視覚課題として、偶数の課題は、視覚的情報のみでは正しい経路を選択できない非視覚課題として設定されていた。非視覚課題では視覚的に正解を判断できない選択箇所を少なくとも1つは設定した。試験課題は視覚課題と非視覚課題を交互に、迷路中央を通る課題と右もしくは左側を通る課題も交互になるように行なった。試験課題の詳しい試行順序は表4-2に示した。試験課題は、1日1課題、課題あたり8試行、8:30から12:00の間に行なった。

試験課題では、1試行の最大時間を10分間に設定した。供試個体の迷路への導入、報酬量および設置方法、ゴール後の供試個体の移動、実験者および実験補助者の位置に関しては訓練課題と同様の手順で行なった。

5. 行動観察および迷路成績の評価方法

実験時の供試個体の行動は、2台のビデオカメラ（SONY: HDR-CX500）を用い死角ができないように記録した。カメラの設置位置は、供試個体が慣れている第3章の実験と同じ位置とした。供試個体の行動はモニターで観察し、さらに実験後に録画した映像を元にし、迷路上面の正方形グリッドと迷路内壁を基準に、ゴールまでの到達時間とゴールまでの経路を記録した。

PollardとSampson⁶²⁾が考案した超過侵入スコア法によって迷路成績を評価した。供試個体がゴールに到着するまでに実際に侵入した正方形グリッドの数から、スタートからゴールまでの最短経路において侵入する正方形グリッド数である最小侵入正方形数を引き、これらのデータから試験課題ごとに8試行合計の超過侵入スコア（以下、TEES）を算出した。各課題におけるゴールまでの最小侵入正方形数は表4-3に示した。さらに、1試行目から4試行目までの超過侵入スコア（以下、FES）、学習速度スコア（以下、%R）、視覚能力スコア（以下、%P）

を Pollard と Lewis⁵⁸⁾ および Kilgor¹⁹⁾ の報告を基に算出した。%R は、8 試行における最初の 4 試行での TEES の割合であり、%P は、全 TEES に対する視覚課題での TEES の割合で算出した。他の動物種との比較は、Kilgor (1981) が行なったデータ変換 ($X' = 10\sqrt{X}$) により合計エラースコア (以下、TES) を算出し、それにより比較した。この場合の %R および %P は、TES を基に算出した。

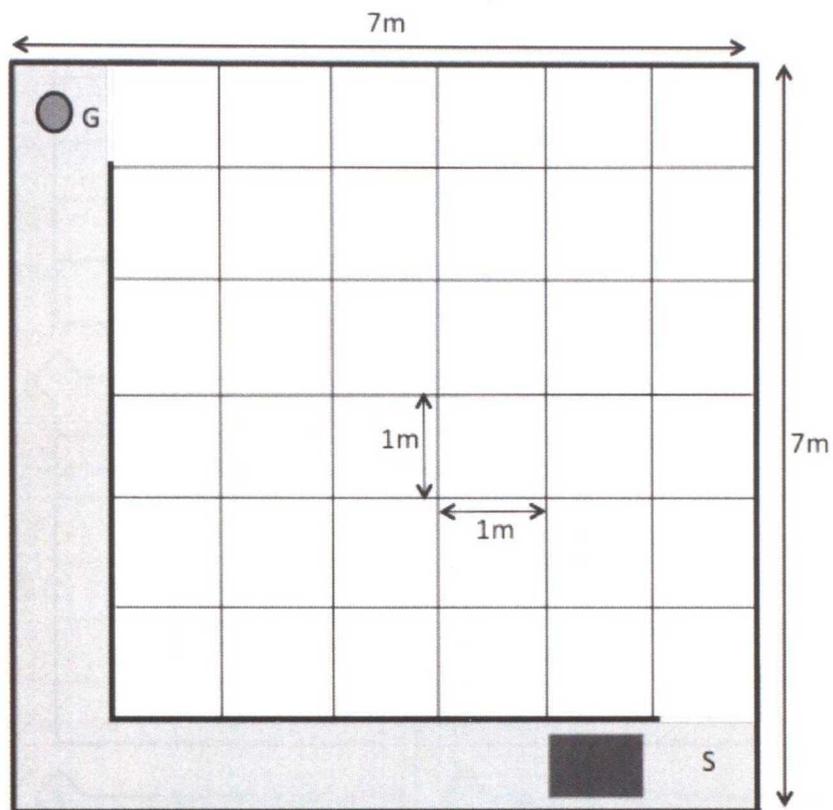
各試験課題における TEES および各試行における TEES とゴールまでの到達時間に違いが認められるかどうかを Friedman 検定によって解析した。Friedman 検定により変化が認められた場合、Holm 法によりどのセッション間において変化があるのかを解析した。学習成績が実験の進行に影響を受けているかどうかを単回帰分析により解析した。全ての解析には統計解析ソフト R (バージョン 2.11.1) を使用した。

表4-1. 供試個体情報

個体ID	月齢 ¹⁾	性別	体重(kg) ²⁾
A	18	雌	37.5
B	18	雌	34.5
C	11	雄	26.0
D	11	雄	26.0
E	11	雄	26.0
F	11	雌	19.5

¹⁾捕獲日から推定

²⁾実験開始前日に測定



S:スタート G:ゴール

■ :スタートボックス

● :報酬

■ :通路

図 4-1. Hebb-Williams 迷路の概要

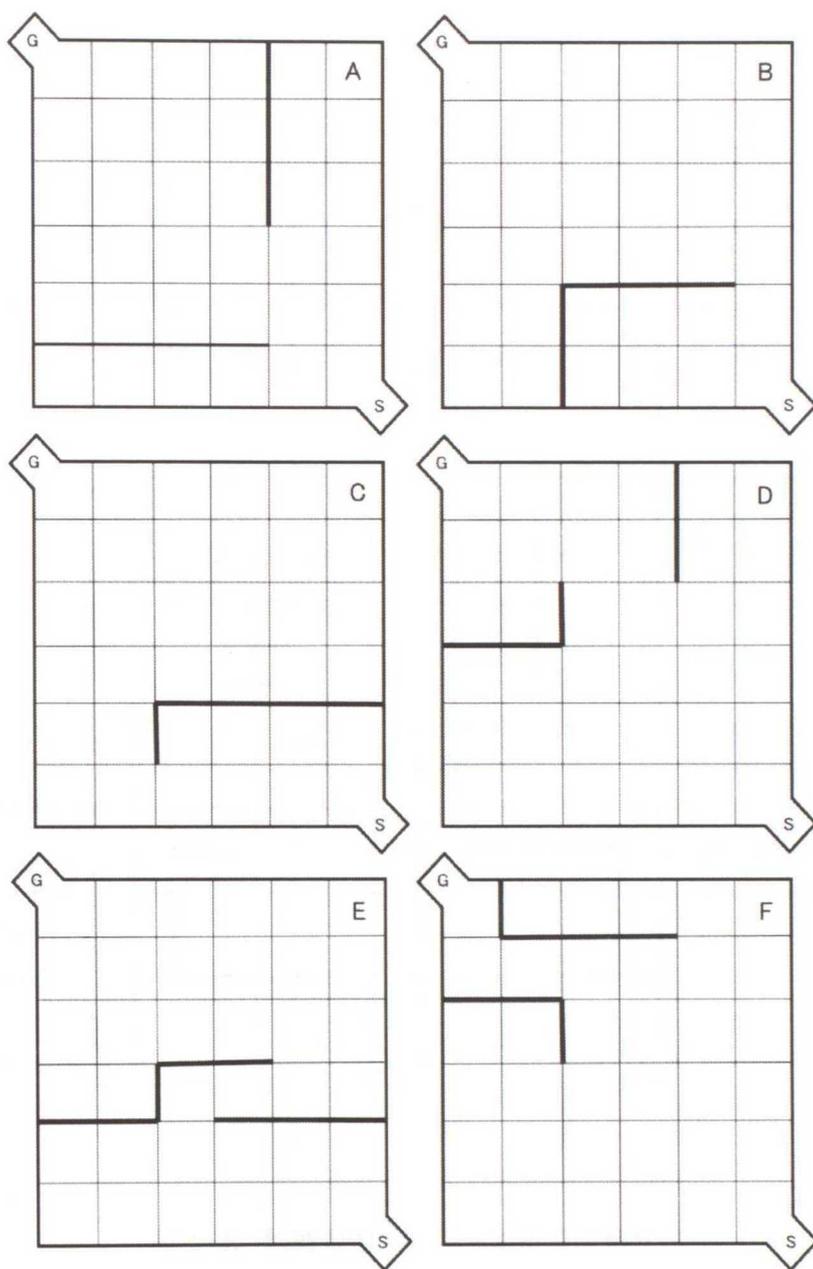


図 4-2. 訓練課題 A から F までの形状概要

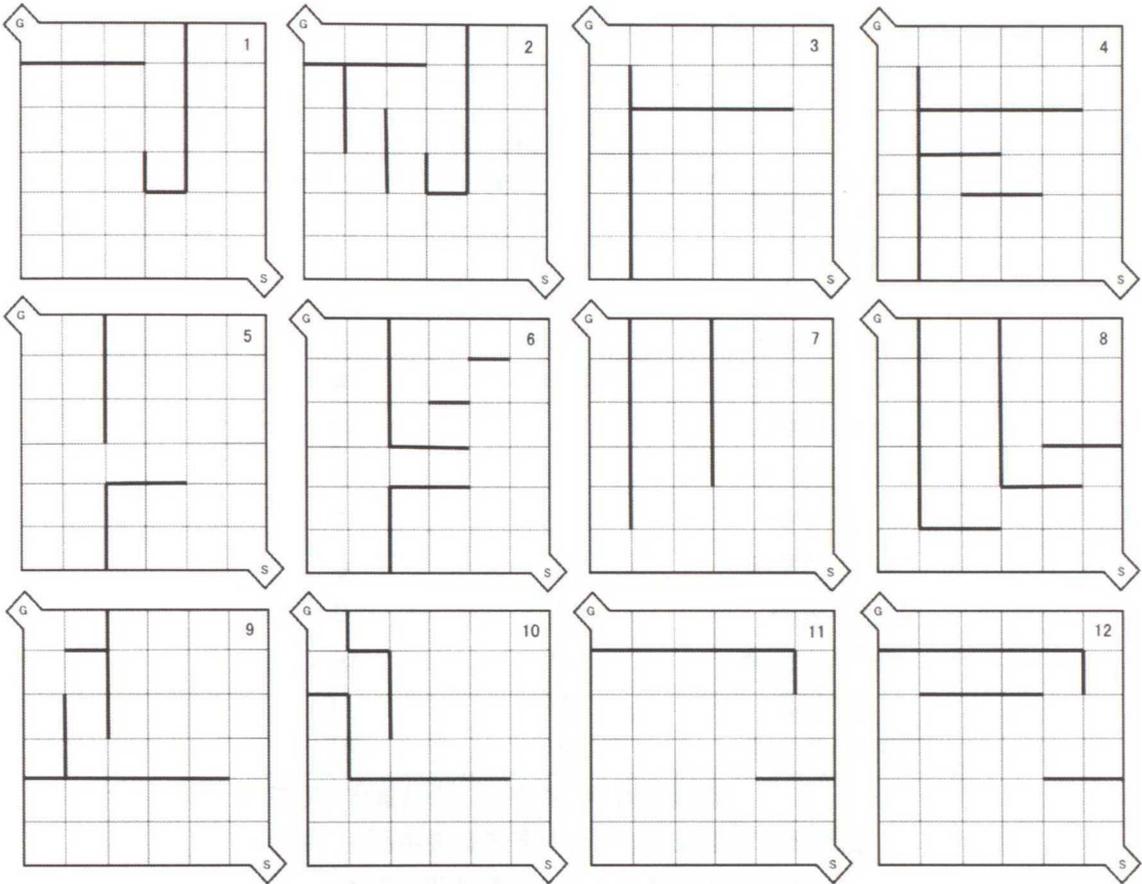


図 4-3. 試験課題 1 から 12 までの形状概要

表4-2. 試験課題の試行順序

日	課題	課題タイプ ¹⁾
1	1	視覚/中央
2	4	非視覚/右
3	5	視覚/中央
4	8	非視覚/左
5	9	視覚/中央
6	12	非視覚/右
7	3	視覚/右
8	2	非視覚/中央
9	7	視覚/左
10	6	非視覚/中央
11	11	視覚/右
12	10	非視覚/中央

¹⁾視覚: 視覚課題, 非視覚: 非視覚課題

中央: 迷路中央部を通りゴールに到達できる課題

右 : 迷路右部を通りゴールに到達できる課題

左 : 迷路左部を通りゴールに到達できる課題

表4-3. 試験課題の最小侵入正方形数

課題	最小侵入正方形数 ¹⁾
1	13
2	13
3	11
4	11
5	11
6	11
7	11
8	11
9	11
10	11
11	15
12	15

¹⁾ゴールまでの最短経路で侵入する正方形グリット数

結果

馴致期間において個体 A および個体 E は、迷路中央およびゴール付近以外の 3 カ所に置かれた飼料を摂食したが、ゴール付近に近づくことがなかった。さらに、実験者によりゴール付近に誘導した場合でも、そこで周囲を何度も見回す等の警戒行動が多く見られ、落ち着いた状態で飼料を摂食することはなかったため、訓練課題を行なうことはできなかった。

訓練課題においては、課題 E および課題 F を最初のセッションで 9 試行中 8 試行をエラー無しで遂行した個体はいなかったが、2 度目のセッションではどの個体も基準に達した。訓練課題を完了した個体 B、C、D、F を試験課題に供試した。

試験課題において個体 B が、実験 3 日目の課題 5 においてゴールまで一度も到達しなかった。その後、スタートボックスから出ることを拒否するようになったため、訓練課題 E および F により再訓練を行なったが、エラー無しでゴールまで到達することがなかったため、個体 B は試験課題から除外した。

試験課題 1-12 の結果を表 4-4 に示した。各課題間には超過侵入スコア (TEES) の有意な違いが認められ、課題 12 は課題 1、3、4、5、6、7、9、10、11 よりも TEES が高くなった ($P < 0.05$)。各課題の TEES の推移は大きく分けて 3 パターンあった。そのパターンは、①エラーのない試行が試行 8 まで 3 連続以上連続した課題、②エラーのない試行が 1 試行から 3 試行あるものの、3 連続以上連続しない課題、③試行 8 までエラーが無くならない課題、の 3 つであった。①は、課題 1、3、4、5、10 で認められた。課題 1 は試行 5 以降、課題 3 は試行 5 以降、課題 4 は試行 3 以降、課題 5 は試行 6 以降、課題 10 は試行 6 以降にエラーを示す個体がいなかった。②は、課題 6、7、8、9 で認められた。課題 6 は試行 6、7 で、課題 7 は試行 5、6 で、課題 8 は試行 7 で、課題 9 試行 5、6、8 でエラーが 0 となった。③は、課題 2、11、12 で認められ、これらの課題では試行 8 までエラーがなくならなかった。

TEES を個体別にみると、統計的な違いはなかったものの、個体 C および個体 F の TEES 合計値が 461 に対して個体 D の TEES 合計値は 1124 となり、個体 D の値が 2 倍以上であった (表 4-5)。

課題の難易度を過去の研究^{19, 20)}を参考にして、TEES およびエラーを犯した個体数により

査定した。各課題において TEES を多い順に難易度が高いとし、TEES の差が 5 以下の課題間では合計エラー頭数の多い課題を優先した。その結果を表 4-6 に示した。課題 2 および課題 12 は試行 1 において難易度が高く、試行 1-8 において難易度は上位であった。逆に、課題 3 は試行 1 および試行 1-8 のどちらにおいても最も難易度が低く、課題 5 および課題 7 も難易度は下位であった。試行 1 から試行 1-8 にかけて難易度が 3 順位以上変化した課題もあった。課題 8 は試行 2-4 までの TEES が高かったため (表 4-4) 試行 1-8 において試行 1 よりも難易度が 3 順位高くなり、課題 11 は試行 3 以降に個体 D においてエラーが認められ続けたため、難易度が 5 順位高くなった。TEES における単回帰分析の結果、実験の進行によって TEES が減少していることはなかった ($P>0.05$) ため、各課題の TEES が進行性の影響を受けている可能性はほとんどなかった。

供試個体の学習速度スコア (%R) を表 4-5 に示した。個体 C および個体 F は、どちらも %R が 82.0 となった。個体 D は試行 5 以降にエラーを示した課題が 7 課題あったため、%R が 72% となった。TEES、試行 1-4 までの TEES (FES) および %R の関係を Spearman の順位相関により解析したところ、TEES と FES の間には正の相関 ($r=0.98 P<0.01$) が、TEES と %R の間には負の相関 ($r=-0.32 P<0.01$) が、FES と %R の間には負の相関 ($r=-0.21 P<0.05$) が見られ、TEES が高い場合には FES は高く、%R は低くなること、FES が高い場合には %R が低くなる結果となった。

供試個体の視覚能力スコア (%P) を表 4-5 に示した。個体 C の %P は 26.7、個体 D の %P は 19.4、個体 F の %P は 26.5 となった。%P は 50 を下回れば非視覚課題よりも視覚課題において学習成績が良いことを示しているため、個体 C、個体 D および個体 F は視覚課題における成績のほうが良い結果となった。

各試行における平均到達時間を図 4-4 に示した。試行 1 における到達時間が、他の試行よりも有意に長くなった ($P<0.01$)。試行 1 で 57.3 秒であった到達時間は試行 2 で 18.9 秒となり以降の試行では 18.2-9.0 秒で安定していた。迷路内での供試個体は、ゆっくりと歩いて移動するというよりも、乗馬の走法で言う速歩もしくは駆足に似た走り方で移動していた。

本実験の結果とこれまでに行なわれている研究の比較を表 4-7 および表 4-8 に示した。なお、表 4-7 における本実験の結果は、Kilgor¹⁹⁾ が行なったデータ変換 ($X'=10\sqrt{X}$) により合計エラースコア (以下、TES) を算出して比較した。イノシシの TES288.6 はウシの TES251.9

およびイエネコ（屋内飼育）の **TES283.7** よりは少し高いものの、イエネコ（屋外飼育）、ラット、フェレット、ニワトリ、ハトおよびフクロギツネよりも低くなった。%Rにおいてイノシシの **95.1** は他の動物種と比較してもっとも高いスコアであった。%Pにおいてイノシシの **37.7** はウシ、ラット、フェレット、ニワトリ、ハトおよびフクロギツネと同程度の値であった。ウマと比較するとイノシシの **TEES682.0** は低くなり、%R**78.7** は同程度であり、%P**24.2** は低くなった。

表4-4. 試験課題の各試行における超過侵入スコアおよびエラーをしたイノシシの頭数

試行数	課題番号														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	合計 1-6	合計 7-12	合計 1-12
1. TEES ¹⁾	70	175	8	60	32	64	36	116	128	135	18	157	409	590	999 ^c
エラー頭数	3	3	1	3	3	3	2	3	3	3	3	3	16	17	33
2. TEES	8	10	0	6	6	2	6	70	6	2	20	128	32	232	264 ^d
エラー頭数	3	3	0	2	3	1	3	3	1	1	3	3	12	14	26
3. TEES	4	4	0	0	2	2	4	18	39	9	18	52	12	140	152 ^d
エラー頭数	1	2	0	0	1	1	2	1	1	1	1	3	5	9	14
4. TEES	4	2	8	0	10	8	2	32	2	14	20	120	32	190	222 ^d
エラー頭数	2	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	3	6	9	15
5. TEES	0	14	0	0	2	2	0	4	0	2	16	230	18	252	270 ^d
エラー頭数	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	3	3	6	9
6. TEES	0	2	0	0	0	0	0	10	0	0	14	74	2	98	100 ^d
エラー頭数	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	3	1	6	7
7. TEES	0	8	0	0	0	0	11	0	21	0	16	60	8	108	116 ^d
エラー頭数	0	2	0	0	0	0	2	0	1	0	1	3	2	7	9
8. TEES	0	12	0	0	0	16	2	2	0	0	14	45	28	63	91 ^d
エラー頭数	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	1	3	3	6	9
TEES	86	191	16	66	50	76	48	236	175	160	76	457	485	1152	1637
合計エラー頭数	9	9	2	5	8	6	8	8	6	7	8	12	39	49	88
TEES	86 ^a	227 ^{ab}	16 ^a	66 ^a	52 ^a	94 ^a	61 ^a	252 ^{ab}	196 ^a	162 ^a	136 ^a	866 ^b	541	1673	2214
合計エラー頭数	9	15	2	5	9	8	11	12	7	8	12	24	48	74	122
TEES/頭	9.6	15.1	8.0	13.2	5.8	11.8	5.5	21.0	28.0	20.3	11.3	36.1	11.3	22.6	18.1

a-b: P<0.05

c-d: P<0.01

¹⁾超過侵入スコア

表4-5. 各供試個体の超過侵入スコア、試行1-4までの超過侵入スコア、
学習速度スコアおよび視覚能力スコア

個体	TEES	FES	%R	%P
C	461	378	82.0	26.7
D	1124	809	72.0	19.4
F	461	378	82.0	26.5
平均	682.0	521.7	78.7	24.2

TEES: 超過侵入スコア

FES: 試行1-4の超過侵入スコア

%R: 学習速度スコア

%P: 視覚能力スコア

表4-6. 試験課題における難易度の順位

	課題番号											
	難易度低						難易度高					
試行1	3	11	7	5	4	6	1	8	9	10	12	2
全試行	3	5	4	7	1	6	11	10	9	2	8	12

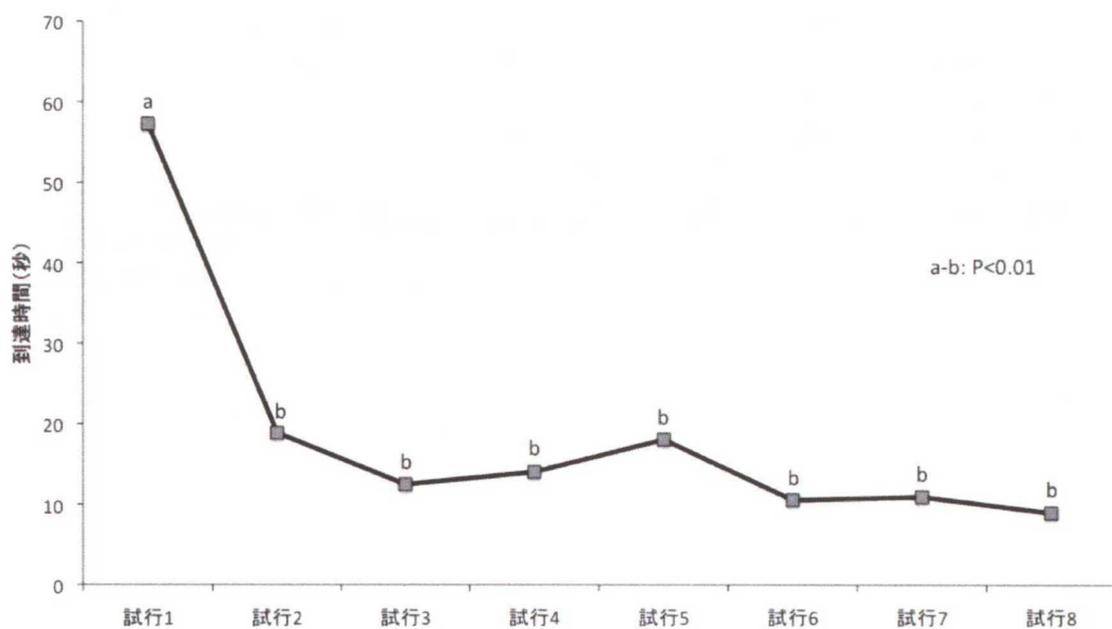


図 4-4. 各試行における平均到達時間

表4-7. 試験課題1-6の成績の動物種間における比較

動物種	供試個体数	%P	%R	TES	文献
イノシシ(<i>Sus Scrofa</i>)	3	37.7	95.1	288.6	本実験
ウシ(<i>Bos taurus</i>)	73	39.4	90.2	251.9	Kilgour 1981
イエネコ(<i>Felis catus</i>):屋内飼育	6	7.9	84.5	283.7	Pollard 1961
:屋外飼育	6	24.5	74.8	852.5	Pollard 1961
ラット(<i>Rattus norvegicus</i>):Wistar	24	39.4	75.8	673.4	Pollard 1961
フェレット(<i>Putorius p. furo</i>)	8	36.3	70.0	989.5	Pollard & Lewis 1969
ニワトリ♀(<i>Gallus gallus</i>)	18	36.6	61.5	1009.9	Pollard, et al. 1971
ハト(<i>Colmba livia</i>)	6	38.4	66.5	1177.7	Kilgour 1981
フクロギツネ(<i>Trichosurus vulpecula</i>)	6	40.0	58.8	1768.3	Pollard & Lysons 1967

TES: 合計エラースコア

%R: 学習速度スコア

%P: 視覚能力スコア

表4-8. イノシシとウマにおける迷路成績の平均値の比較

動物種	供試数	%P	%R	FES	TEES
イノシシ(<i>Sus scrofa</i>)	3	24.2±3.4	78.7±4.7	521.7±203.2	682.0±312.5
ウマ(<i>Equus caballus</i>)	15	40.1±2.8	74.0±2.1	705.3±93.0	917.0±118.0

TEES: 超過侵入スコア

FES: 試行1-4の超過侵入スコア

%R: 学習速度スコア

%P: 視覚能力スコア

考察

本実験の供試イノシシは、訓練課題において課題 A から F までを各課題 1 セッションずつ行なった時点では、訓練終了の基準に到達しなかったが、その後は課題 E および F を 1 セッション行なったのみで基準に達した。この訓練課題の基準に達するまでにマウスでは 18 日を要し、ワラビー (*Macropus eugeni*) では 26 日を要している¹⁹⁾。ウシ¹⁹⁾ およびウマ²⁰⁾ は課題 A から F までを各課題 1 セッションで基準に達した。このことから、イノシシは小型哺乳類より早く訓練課題を習得できること、ウシとウマと同程度の速さで基準に達することが示された。ウシが短期間で訓練課題の基準に達した理由を Kilgour¹⁹⁾ は、供試ウシが Hebb-Williams 迷路実験を行なう前に同じ場所でオープンフィールド試験を行っていたことが要因であると考察している。本実験の供試個体 B、C、D は事前にオープンフィールドおよび複合 T 字迷路実験を経験したため、ウシと同様にその経験が影響した可能性は高い。しかし、事前に別の実験を経験していない個体 F も他の個体と同様のセッション数で基準に達したこと、さらに、ウマ²⁰⁾ においても事前に実験を経験した個体としていない個体で訓練期間に違いがなかったため、事前の実験経験が、訓練課題の習得に大きく影響していないことが考えられた。

供試個体の 3 頭が、試験課題の全てを遂行することができた。TEES は個体によりスコアに違いが見られたものの、全ての個体において 12 課題中 9 課題でエラーのない試行が認められ、イノシシが Hebb-Williams 迷路を学習したことが示唆された。Hebb-Williams 迷路は、課題ごとに内壁の位置を変更するため、警戒心の強いイノシシはこの変化に対して警戒し、課題をこなせない可能性も実験前には考えられた。実際に、各課題の 1-2 試行目にはスタートまで引き返す行動や頭を上げて周囲を何度も確認する行動がみられ、内壁の変更に対して警戒行動を見せていた。しかし、これらの警戒行動が 3 試行目以降にはほとんどみられなくなり、内壁の変更に対してすぐに慣れたと考えられた。このことは、イノシシにおいても、人や周辺環境に慣れた個体により十分な訓練を行なうことで、迷路内の環境の変化に早く対応できるようになり、家畜や実験動物と同様の試験を行えることが示唆された。

供試個体は、課題 12 においてエラー数が最も多かった。課題 12 は、ウシ¹⁹⁾ とウマ²⁰⁾ に

においても難易度が 2 番目に高く、さらにウシとウマの両方で最も難易度が高かった課題 8 はイノシシにおいても 2 番目に高かったため、課題 12 および 8 は中・大型の哺乳類に共通して難しい課題である可能性が高い。さらに、課題 8 および 12 は両者とも非視覚課題であり、ゴールに繋がる幅 1 グリット、長さ 5 グリットの直線路と、それに平行した内壁があるため、この形状により動物が、ゴールまでの通路とその直前にできる空間を視覚的に混同していることが考えられた。特に、本実験の課題 12 においてイノシシはどの個体も、ゴール前の通路を作っている内壁と、視覚遮断のために追加した内壁の間を何度も移動しており (図 4-5)、この移動軌跡から、イノシシはゴールの方向は認識できているものの、最短経路を見つけ出すことに成功していないことが解る。

ゴールまでの最短経路以外の経路を最後の試行まで選択し続ける個体がいたことが、課題 2 および 12 の難易度を高めた原因でもあった。個体 C は両課題において最初にゴールまで到達できた最短距離ではない経路を繰り返し通った。野生のイノシシは、安全であることが確認できたルートを利用し続けるという移動の戦略をとる。これは獣道ができる要因でもある⁶³⁾。本実験の飼育イノシシにおいてもこのような安全を優先した移動の戦略をとったため、最初にゴールに到達した経路を通り続けたと考えられた。そのため、このような移動経路が見られた課題 2 および課題 12 難易度は、より低い可能性も考えられた。

%P は平均 24.2 となり、供試個体は視覚課題よりも非視覚課題でエラーを多く犯していた。ウシでは、試験課題において内壁周辺で経路を選択する時に選択を迷うような行動が見られている¹⁹⁾。本実験においてもイノシシが、静止してゴール方向に顔を向けること、袋小路に入らずその入り口で行き止まりの方向に顔を向ける等、視覚的に迷路を観察しているような行動が確認されており、迷路の形状を認識するためにイノシシが視覚的情報を利用していることが示唆された。また、イノシシおよびブタが、人間や物体を視覚的情報により判別することが可能なことが報告されている^{14, 27, 64)} ことから、イノシシが視覚的情報を空間認知のための重要な情報としている可能性が高いと考えられた。しかし、単に内壁を加えたことだけが、%P の結果に影響している可能性もあった。非視覚的課題は、対応する視覚的課題 (例えば課題 1 と課題 2 のような隣り合う奇数と偶数の課題) に内壁を追加して形状を変更する場合はほとんどであったが、課題 9 と課題 10 の組合せのみ内壁の追加が行なわれていない。そして、課題 9 と課題 10 の組合せのみ、視覚課題である課題 9 で TEES が高くなった。この

ことは、内壁を追加しない形状の課題では、必ずしも視覚的課題が非視覚課題よりも迷路の難易度が下がることはないことを示し、内壁の追加は視覚的情報を得られにくくしているというよりも、迷路を複雑にしているだけであり、イノシシが迷路内で視覚情報を利用しているかどうかを%Pでは判断できないことも示唆された。

供試個体数が少ないため単純に比較できないものの、本実験の結果を他の動物種と比較した場合、TESおよびTEESにおいてイノシシよりも成績が良かったのはウシおよびイエネコ（屋内飼育）のみであった。しかし、ウシおよびイエネコとのTESの差はほとんどなく、これらとイノシシは同程度の学習能力を有していると考えられた。さらに、ラットやフェレットよりもイノシシのTESは低く、実験室で使用されるような小型哺乳類よりもイノシシの学習能力が高いことも示唆された。

イノシシの%Rは、これまで Hebb-Williams 迷路が行なわれたどの動物よりも高いスコアとなった。ウシでは、供試個体の55%が試行5までにエラーを示さなくなっており¹⁹⁾、本実験においても試行5以降でエラーを示す個体がいなくなる課題が多く、%Rが90.2であるウシとは同程度の学習速度をイノシシが有していることが考えられた。さらに、第3章における複合T字迷路においてもイノシシは、実験開始から6試行でゴールまでの到達時間およびエラー数を大きく減少させた。このこともイノシシの学習速度が速いことを支持していた。また、イノシシの%Rはイエネコやラットよりも10以上スコアが高く、これら中・小型哺乳類よりも早く迷路を学習することも示唆された。

イノシシの%Pはこれまでに報告されているどの動物種とも大きな違いはなかった。Hebb-Williams 迷路においては、迷路内における視覚的情報の利用能力もしくは迷路の難易度に関してどの動物種でも同程度であることが示唆され、動物にとって視覚的情報が学習能力に影響を与えていることが考えられた。

以上の結果をまとめると、イノシシにおいても実験動物用に考案された Hebb-Williams 迷路を利用した実験を行なうことができ、それによりイノシシの学習能力を評価することが可能であった。さらに、イノシシが、ウシやウマといった大型家畜と同程度もしくはそれ以上の学習能力を有しており、ラット等の小型哺乳類よりも優れた学習能力であることが本実験から示された。また、本実験と第3章の結果を合わせると、イノシシが1カ所の固定されたゴールに到達するために最短経路をすばやく見つけ出したことから、迷路の構造やスタート

とゴールの位置等の空間的關係性を短期間で学習、記憶する能力をイノシシが持っていることも示唆された。

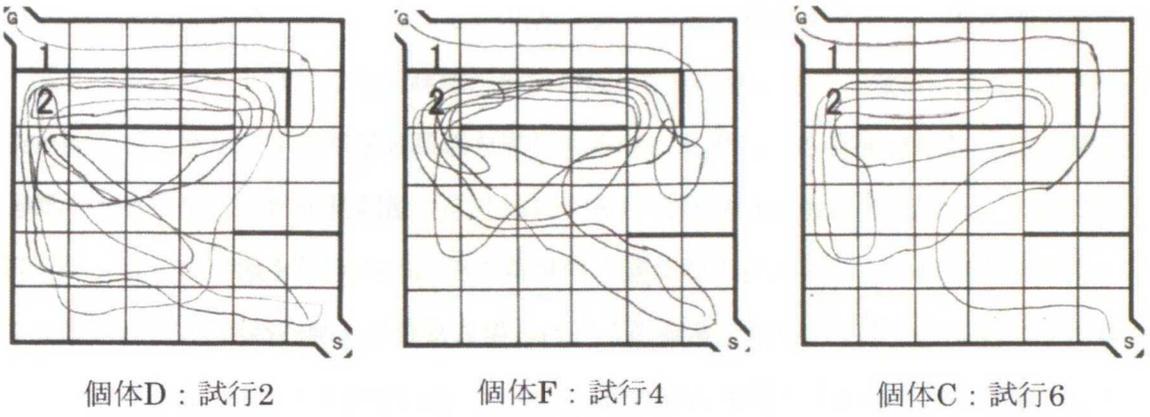


図 4-5. 試験課題 12 における供試個体の移動軌跡

第5章

イノシシにおける T 字迷路を用いた迷路内手掛かり学習

目的

第3章および第4章において、イノシシの迷路学習能力を評価してきたが、これらの実験に用いた迷路は、ゴールの位置が固定した1カ所である場所学習課題であった。場所学習課題では、迷路外刺激が多いため、この刺激が通常重要な役割を果たし、迷路外刺激のあるものがゴールに対する標識となり課題が解決され、場所学習が生じる確率が高くなる⁶⁵⁾。また、Restle⁶⁶⁾は、ラットが迷路学習課題を遂行する時に使用しうる手掛かりを、①迷路走行中の運動によって生じる筋感覚刺激、②迷路内刺激、③迷路外刺激に分類した。実際に動物が課題の解決にどの刺激を使うかは、その環境内で適切な手掛かりがどの程度利用可能かによって決定され⁶⁵⁾、迷路内刺激が豊富な場合は、その刺激を用いた手掛かり学習による課題解決の確率が高くなる⁶⁵⁾とされている。さらに、場所学習課題と手掛かり学習課題では学習の過程が異なることが、ラットにおける研究⁶⁷⁾で明らかとなっていることから、イノシシの学習能力を評価する上で手掛かり学習課題に関する実験が必要となる。

家畜における迷路内刺激を提示した手掛かり学習課題はいくつかの研究が行われており、主に T 字迷路もしくは Y 字迷路が用いられている。ウシでは、Y 字迷路による実験で黒色の容器と白色の容器を迷路内に設置して、どちらか一方に嗜好性の高い濃厚飼料を入れたところ、色と飼料の種類を結びつけた手掛かり学習が成立した⁶⁸⁾。ウマでは、T 字迷路による実験で、色の着いたパネルを報酬のあるアームの入り口に設置したところ、パネルと報酬の関係を学習した⁹⁾。さらに、家畜の視覚および色覚の調査では、T 字・Y 字迷路による迷路内刺激の弁別試験が行なわれている（ウシ³⁻⁵⁾、ヒツジ^{11, 12)}、ブタ¹³⁻¹⁵⁾）。さらに、イノシシの色覚に関する研究が、スキナーボックスを改良した実験装置によって行なわれており、イノシシが実験装置内に提示した色の着いたパネルを弁別できることが報告されている²⁷⁾。

これらの家畜とイノシシにおける研究から、イノシシが迷路内刺激を利用して手掛かり学習課題を遂行する可能性が高いことが考えられ、それを検証するために本実験では、T 字迷路

を用いて迷路内に明確な刺激を提示することにより、イノシシの手掛かり学習能力に関する調査を行った。

材料および方法

1. 実験場所

実験は、第 1 章で記述した研究センター内に構築した屋外実験場で行なった (図 1-4)。

2. 供試個体

実験には第 1 章に記述した供試イノシシの個体 C、D、F および G を供試した。供試個体の詳細は表 5-1 に示した。個体 C、D および E の 3 頭は第 4 章の実験終了後、個 G は屋外実験場に対する馴致終了後に供試した。供試個体の給餌は 1 日 1 度、16:30 から 17:00 の間に行なった。飼料給与量は通常 600g としていたが、実験期間においては通常量の約 80% である 500g とした。

3. 実験装置

T 字迷路を屋外実験場内に作製した (図 5-1)。迷路の壁には高さ 0.9m の合板を使用した。本実験において使用した合板は、第 2 章から第 4 章までの実験に使用した合板と異なり、板の表面を防水塗料により加工しており、木目がほとんど見えない合板であった。迷路のアームの長さは 1.8m、直線走路の長さは 2.0m とした。スタートボックスと対面する場所からスタートボックスへ向けて長さ 1.5m、高さ 0.9m の内壁を設置した。この内壁により迷路を、供試個体がスタートボックスを出るとすぐに左右どちらかのアームを選択しなければならない形状とした。内壁の先端からスタートボックスまでの距離は 1.3m とした。迷路内刺激として、高さ 0.9m 幅 0.9m の白および黒のパネル (サンプライ; 住化プラスチック株式会社) を迷路内に設置した。パネルは金属製の金具により迷路壁と固定し、金具を外すことによりパネルは容易に取り外すことが可能であった。

4. 馴致および訓練

まず、迷路に対する馴致を 10 日間行なった。供試個体を入れた移動檻をスタートボックスとして迷路に設置し、実験者によりスタートボックスの扉を開けて供試個体を迷路へ放し、

10分後に実験者の誘導によって供試個体をスタートボックスに戻した。この馴致は1日1回、9:00か12:00の間に、1頭当たり10分間行なった。最初の5日間は迷路内の10カ所に飼育用飼料(表1-1)を150gまき、その後の5日間はアームの終点のみに飼料をまいた。刺激パネルの白と黒の位置は、1日ごとに左右を入れ替えた。

次に、報酬の摂食後にスタートボックスへ戻ることを供試個体に習得させる訓練を10日間行なった。報酬は第3章の実験で使用したものと同様の焼き菓子(表3-2)5粒とした。最初の2日間は、スタートボックスの前に報酬を置き、スタートボックスから供試個体を出し、報酬摂食後にスタートボックスへ戻すことを1試行として、10試行を行なった。次の3日間は、報酬を左右どちらか一方の刺激パネルの前に置き、1日10試行を行なった。次の10日間は、報酬を左右どちらか一方のアームの終点に置き、1日10試行を行なった。刺激パネルの白と黒の位置は、1日ごとに左右を入れ替えた。左右どちらのパネルおよびアームに報酬を配置するかは、表計算ソフト(エクセル2008;マイクロソフト)で作成した擬似ランダム表に従った。擬似ランダム表は、報酬位置が3連続以上同じ方向にならないように、また、報酬を配置する左右が同じ回数になるように作成した。以後の訓練および本試験においても、同様の擬似ランダム表を作成して報酬位置および手掛かりパネル位置を決定した。

次に、報酬の上に被せたボトル容器(以後、報酬ボトル)を押し倒して報酬を摂食し、スタートボックスへ戻ることを供試個体に習得させる訓練を10日間行なった。報酬ボトルは、報酬の匂いを拡散させないことと、報酬の位置を視覚的に判断させないようにする目的で、報酬の上に被せた。報酬ボトルには、供試個体に咬まれても破損しにくいポリエチレン製の清涼飲料水用ボトル(エネルギー スクイズボトル;大塚製薬株式会社、内容量:1ℓ、高:25cm)を使用した。報酬ボトルに使用した容器の表面には製品名等が印刷されており、この印刷面が手掛かりになってしまう可能性もあったため、表面加工を施し印刷面が見えないようにした。報酬ボトルに対する馴致を、訓練前の10日間において日常給餌の際に飼育ペンで供試個体に提示して行なったため、供試個体は報酬ボトルに慣れている状態であった。訓練最初の2日間は、スタートボックスの前に報酬ボトルを置き、次の3日間は、報酬ボトルを左右どちらか一方の刺激パネルの前に置き、次の10日間は、左右どちらか一方のアームの終点に報酬ボトル置いた。供試個体が、報酬ボトルを倒して報酬を摂食し、スタートボックスに戻すことを1試行として、1日10試行を行なった。刺激パネルの白と黒の位置は、1日ごとに左右

を入れ替えた。左右どちらのパネルおよびアームに報酬ボトルを配置するかは、擬似ランダム表に従った。

報酬ボトル訓練において、アームの終点に配置した訓練を個体 D、F、G が 10 日間で習得できなかったため、10 日間延長して行なった。しかし、3 個体ともアーム終点に落ち着いて円滑に向かうことがなく、警戒行動が見られ続けたため、報酬ボトルの位置および訓練方法を変更した。

報酬ボトルの位置をアームの始点にして訓練を行なった。報酬および報酬ボトルは、迷路内壁からアーム終点に向かって 90cm、刺激パネルから 30cm の場所に設置した (図 5-2)。また、供試個体が報酬ボトルに到達するまで刺激パネルが常に供試個体の視線に入るようにするため、パネルのサイズを幅 1.3m にした。刺激パネルの配置は、擬似ランダム表に従って左右を決定した。報酬ボトルは、個体 C および G は、本試験において正刺激とする白のパネル側のみに、個体 D および F も、本試験において正刺激とする黒のパネル側のみに設置した。刺激パネルおよび報酬の交換は、実験補助者によって行なわれた。迷路内に供試個体が出ている時の実験補助者は、迷路外壁の外側に座って待機した (図 5-2)。供試個体が、報酬ボトルを倒して報酬を摂食し、スタートボックスに戻ることを 1 試行として、1 日 20 試行、12 日間行なった。

5. 本試験

訓練終了後、本試験を行った。刺激パネルの配置は、擬似ランダム表に従って左右を決定した。報酬ボトルは両方のアームの始点に設置した (図 5-2)。個体 C および G は白のパネルを正刺激とし、個体 D および F は黒のパネルを正刺激として、報酬を正刺激側のみに配置した。刺激パネルおよび報酬の交換は、訓練時と同様の実験補助者によって行なわれた。試験中の実験補助者は、訓練時と同様の場所に待機した。供試個体が、左右どちらか一方の報酬ボトルを倒し、スタートボックスに戻ることを 1 試行として、16 試行/セッション、1 セッション/日、12 日間を行なった。報酬の配置してあるボトルを 16 試行中 14 試行以上の選択 (適合度の検定において、 $P < 0.01$) が連続 3 セッション確認できた場合を、学習基準として、基準に達した個体はその日で実験を終了した。本試験において、供試個体は、左右の片側への選好を強める位置偏向が認められた。そのため、16 試行中 13 試行以上の左右どちらかに偏

った選択が認められた場合、位置偏向修正訓練を行なった。修正訓練は、位置偏向が認められたセッションの終了後に 5 試行連続して報酬側を選択するようになるまで、位置偏向が認められた側の反対側に報酬を連続的に配置して行なった。

表5-1. 供試個体情報

個体ID	月齢 ¹⁾	性別	体重(kg) ²⁾
C	13	雄	30.0
D	13	雄	31.0
F	13	雌	25.5
G	13	雌	24.5

¹⁾捕獲日から推定

²⁾実験開始前日に測定

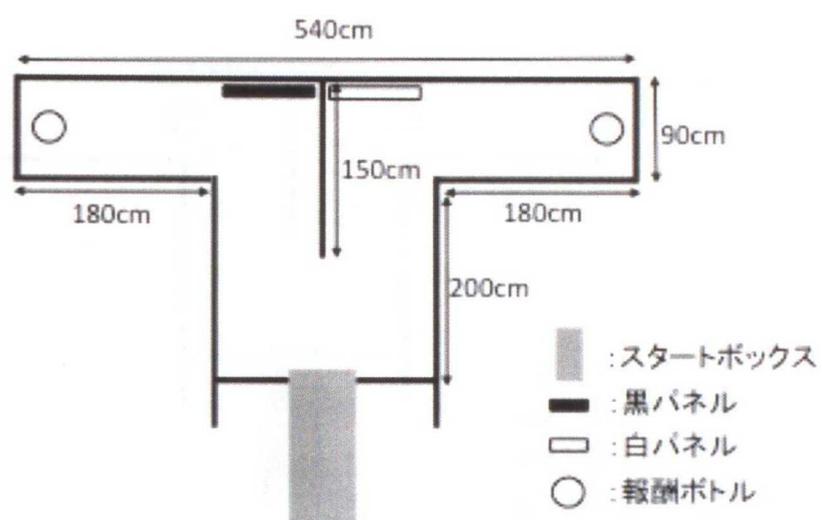


図 5-1. T 字迷路の概要

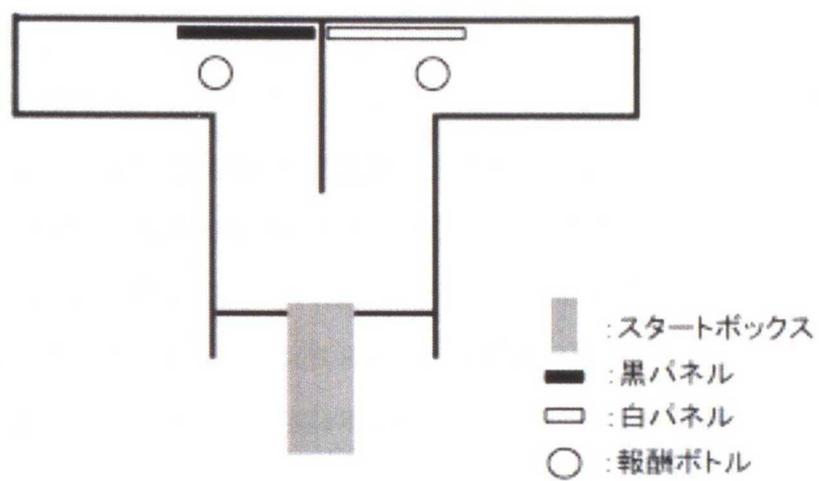


図 5-2. 訓練手法改良後の T 字迷路の概要

結果

個体 C の正解選択試行数の推移を図 5-3 に示した。個体 C はセッション 1 において 16 試行全て正解を選択したが、その後セッション 4 にかけて正解選択試行数は減少した。セッション 4 およびセッション 5 においては、左側への位置偏向が認められた。セッション 4 以降は、正解選択試行数も増加し、セッション 7 からセッション 9 まで 3 セッション連続で 14 試行以上の正解選択が認められ学習基準に達したため、個体 C の試験はセッション 9 で終了した。

個体 D の正解選択試行数の推移を図 5-4 に示した。個体 D は、セッション 12 まで正解選択試行数が基準に達することはなかった。また、セッション 1、セッション 4、セッション 5 およびセッション 7 において左側への位置偏向が認められた。

個体 F の正解選択試行数の推移を図 5-5 に示した。個体 F は、セッション 2 において報酬のない不正解を 14 試行選択した。その後、セッション 3 およびセッション 6 において左側への位置偏向が認められた。セッション 7 以降は、正解選択試行数が増加し、セッション 10 からセッション 12 まで 3 セッション連続で 14 試行以上の正解選択が認められ学習基準に達した。

個体 G の正解選択試行数の推移を図 5-6 に示した。個体 G は、セッション 12 まで正解選択試行数が基準に達することはなかった。また、セッション 1、セッション 4、セッション 5、セッション 6、セッション 7、セッション 9 およびセッション 10 において左側への位置偏向が、セッション 2 において右側への位置偏向が認められた。

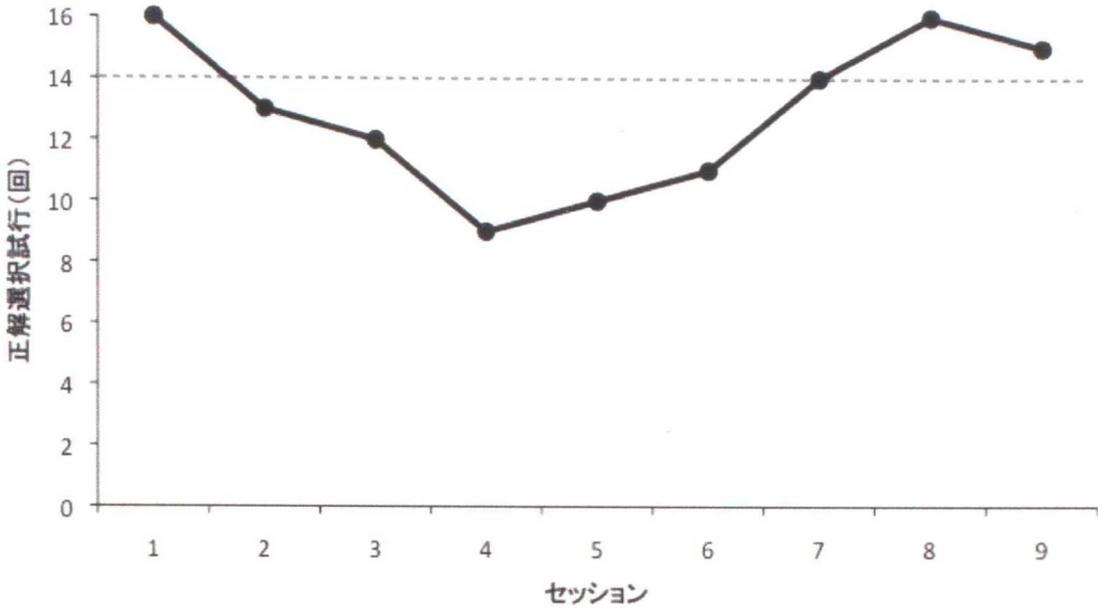


図 5-3. 個体 C における正解選択試行数の推移

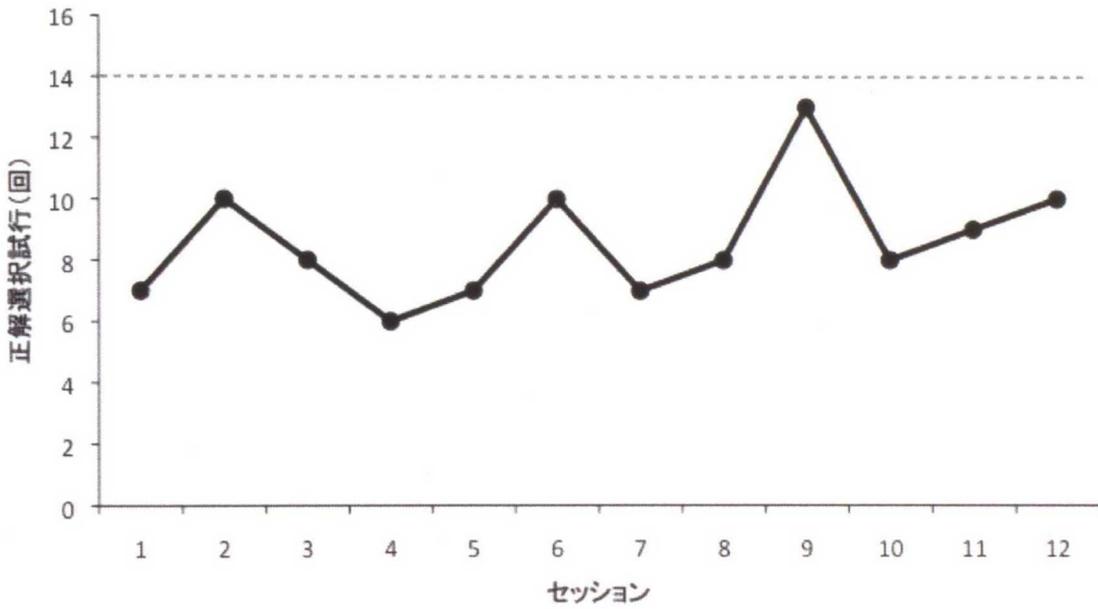


図 5-4. 個体 D における正解選択試行数の推移

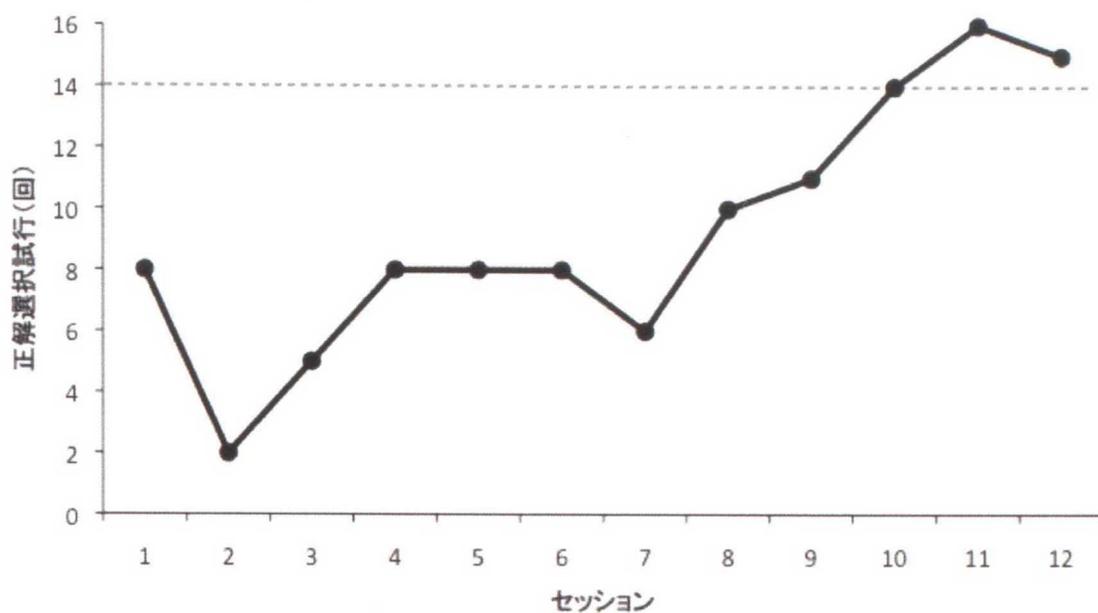


図 5-5. 個体 F における正解選択試行数の推移

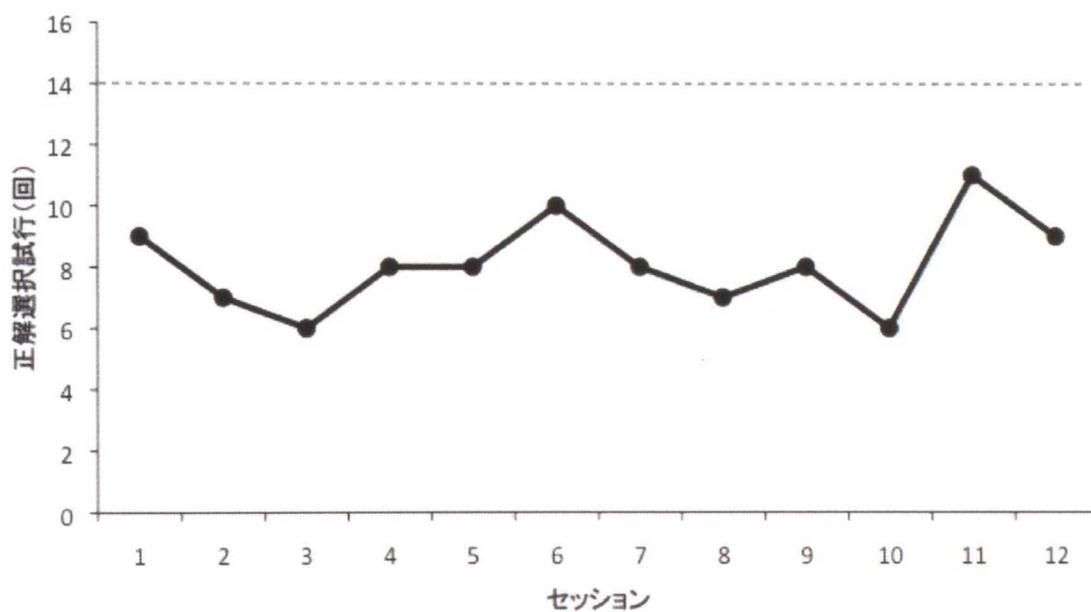


図 5-6. 個体 G における正解選択試行数の推移

考察

本実験は、馴致および訓練に 8 週間を要した。特に、迷路のアーム終点で報酬を摂食しない供試個体が 3 頭いたことにより、長期間の訓練を要した。これには、T 字迷路の構造による影響が考えられた。T 字迷路は、スタートから直線走路を通り、90 度曲がってアームへと移動する。アームに移動した供試個体の視線には、スタートボックスが全く見えなくなり、それを不安に感じた可能性が高い。その後の改良した訓練において、報酬の位置をアーム始点にし、Y 字迷路の形状に近づけたところ全供試個体が、落ち着いて報酬を摂取したことからもスタートボックスが見えなくなることの影響が大きかったことが考えられた。しかし、第 3 章および第 4 章の実験において、供試個体はスタートボックスが見えなくなる構造の迷路を遂行している。そのため、別の原因があることも考えられる。迷路の材料として新たに用いた合板の表面が、防水塗料によって光沢を生みだし、供試個体がそこに映り込んでいた。日常の飼育管理では、このような個体自身の姿がどこかに映る状況はなく、迷路内での映り込みに対して供試個体が警戒していた可能性がある。防水加工合板は、水分による板の湾曲を抑えたり、木目を消すことで板の表面に手掛かりがないなどの利点はあるが、映り込みの影響を考えると迷路装置の材料としては適さないと考えられた。

訓練で行なった正刺激パネル側のみに報酬および報酬ボトルを配置することは、本試験の結果にほとんど影響を与えなかった。個体 C のみ、セッション 1 においてすでに学習基準に達していたため、訓練において刺激と報酬の関係を学習していた可能性はあったが、その後のセッションでは正解選択が減少しており、訓練のみでは完全に学習していないことが考えられた。その他の 3 頭は、本試験前半の正解選択率が 50%前後であり、訓練においての学習は認められなかった。この訓練のように、報酬ボトルという報酬と直結する刺激がある報場合には、迷路内に他の手掛かりとなる刺激があったとしても、それを含めた学習は困難であることが考えられた。

個体 C が 9 セッション (合計 144 試行)、個体 F が 12 セッション (合計 192 試行) で学習基準に達した。これまでの研究において、ウシ⁶⁸⁾では 10-12 セッション (試行数 100-120)、ウマ⁹⁾で平均 15 セッション (試行数 300)、イノシシ²⁷⁾では灰色と青のパネルを 4-8 セッ

ョン (120-240) で学習基準に達していた。実験装置や 1セッション当たりの試行数の違いから一概に比較はできないが、本実験のイノシシの学習成績は、ウシやウマと同程度であり、これまでに報告されている唯一のイノシシにおける学習能力に関わる実験の結果²⁷⁾とも類似したものとなった。これらの結果は、イノシシにおいても迷路内刺激を用いて手掛かり学習により課題を解決できること、イノシシが大型家畜と同程度の手掛かり学習能力を有することが示唆された。

本実験では、全供試個体において位置偏向が認められた。個体 C、D、F の偏向は左側のアームのみに認められた。本実験の T 字迷路は、第 3 章および第 4 章の実験が行なわれた屋外実験場に作製し、さらに、これまでの実験で使用した迷路のゴール地点は、T 字迷路の左アーム方向に位置していた。イノシシが、実験手順を 6 ヶ月以上記憶していることが報告²⁷⁾されているため、第 4 章に供試した個体 C、D、F がゴール位置を記憶していた可能性は高い。そのため、左偏向を示した供試個体は、これまでのゴール位置と報酬が結びついたこと、そしてその方向に進むことに慣れており安全であることが解っていたため、左偏向を示したと考えられた。個体 G は位置偏向がセッション 10 まで認められた。個体 G は本実験において初めて実験に供試したため、これまでの実験が影響していることはなく、別の原因があると考えられた。萬田ら³⁾は、何らかの理由による情動的緊張の高まり（フラストレーション）が位置偏向を強めることを指摘している。植竹⁵⁾は、弁別試験において位置偏向を示したウシは、慣れていない実験内容に困惑し、それによって情動的緊張が高まり、位置偏向が強められたと推察している。これらのことから、個体 G は、初めて実験に供試されるため、それに対する不安や困惑が強く他の供試個体よりも多くの位置偏向を示したと考えられた。位置偏向は、学習試験にとって大きな障害になり、特に迷路実験は、実験装置が左右の選択を供試個体に課すことが多いため、位置偏向に関しては、実験以前にそれを確認する試験が必要であると考えられた。

以上のことから、イノシシが手掛かり学習課題を遂行できる学習能力を持っていることが示され、これまでに行なった場所学習課題と同様に手掛かり学習課題においても家畜と同程度の能力であることも示された。また、位置偏向も認められ、迷路実験を行なう上でこのことを考慮すべきであることが示唆された。

第 6 章

イノシシにおける水迷路実験用プールの構築および水迷路実験

目的

第 3 章から第 5 章までに使用した迷路は、選択点から目標に達する経路が 1 本であるという構造的な制約があった。実験動物における研究では、この制約を除去するために 1 つの目標に複数の経路をとることができ、自由な軌跡を描くことのできる迷路課題が考案されている⁶⁵⁾。その代表的なものが、Morris²⁾によって創案された Morris 水迷路である。Morris 水迷路は、避難場所として水面下に隠れた台を置いたものであり、試行回数を重ねることにより供試動物は避難場所を記憶し学習するというものである。Morris 水迷路は、目標に向かう特定の経路がなく動物が自由に経路を取れること、装置が単純であること、泳いで避難場所へたどり着くことが供試動物のモチベーションとなるため、餌の制限によるモチベーションの調整を行わなくてよいこと等の利点がある。このような利点や、解析方法の確立により齧歯類において非常に多くの実験が Morris 水迷路を中心行なわれている。中・大型の哺乳類においても同様の利点が考えられるが、これらを対象とした水迷路を利用した研究は極めて少ない。

Siegford ら¹⁶⁾は早期離乳子ブタの空間学習を調査するため、Morris 水迷路実験を行なった。その結果、子ブタにおいても齧歯類と同様に、避難場所の台を泳いで見つけることが十分可能であった。Laughlin ら⁶⁹⁾は離乳時期の異なる子ブタを用いて Morris 水迷路を行なった。この研究においても子ブタは、水面下の台を見つけることができた。Morris 水迷路ではないが、Hammell ら⁷⁰⁾はプールに左右選択箇所が 3 つある水迷路を作り、子ブタの学習能力を評価できるのかを調査した。その結果、行なわれた 3 試行でゴール地点に辿り着くまでの時間が改善された。

これまで (2010 年時点) のところ、前述のブタにおける 3 つの報告以外に、中・大型哺乳類で行なわれた水迷路を用いた研究はみられない。そのため、齧歯類以外の大・中型哺乳類における水迷路実験は非常に希少な研究となる。さらに、目標まで自由に経路を取れるとい

うという水迷路の利点から、これまでに行なわれた迷路実験とは、異なる迷路学習の課程を示す可能性も考えられる。

そこで、本実験では、水迷路に対するイノシシの学習能力を調査した。世界的にもほとんど行なわれていない実験のため、新たに構築した実験施設についても詳細を記述した。

さらに、近年、日本の島嶼部においてイノシシが海を泳いで渡る報道が多くされている。イノシシが意識的に海を渡ること、生息地を拡大させているという見解もあるが、科学的根拠は無い。本実験では、学習能力の調査以外に、イノシシの水泳についての科学的知見を得ることも目的とした。

材料および方法

1. 実験用プールの構築

構築場所は研究センター内のイノシシ飼育棟から 2400m 離れた場所であった。プール実験場の設計および構築は研究センター・業務第 3 課と実験者を中心に行なった。構築はまず、構築場所の整地から開始した（写真 6-1）。整地した場所に、金網（7cm×7cm）で実験場の外壁を作った。外壁は供試個体が脱走することを防ぐために、上部 20cm を内側に約 15 度折り返した。次に、実験場内に実験用プールを構築した。プールの大きさは、大型の哺乳類による水迷路試験が世界的に行われていないため、子ブタ¹⁶⁾ および齧歯類²⁾ の実験を参考にした。多くの研究で、供試動物の体長に対して約 10 倍の大きさのプールを使用していたため、本実験のプールは、供試イノシシの体長約 80cm を考慮して 8m×10m の大きさを基礎を作った。プールの深さは 70cm とした。

プールの構築はまず、プールの基礎を作るために深さ 1m の穴を掘り、バラストおよびコンクリートにより、プール側壁の基礎を作った。プール側壁には「ミルウォール」（コンクリート製の L 字型建築材）を使用し、それを側壁基礎の上に設置した（写真 6-2）。プール中央部にはバラストおよび土で基礎を作り、その上からコンクリートを流し込みプール底面を作った。最後にプール側壁の外側を土で埋め戻し完成させた（写真 6-3）。プール実験場および実験用プールの概要を図 6-1、プールの基礎の概要を図 6-2 に示した。

完成した実験用プールに、農業用散水車両により水を入れた。水は後述の供試個体の馴致を考慮して段階的に入れた。

実験用プールには、供試個体の脱走を防止し、周辺環境の影響を減少させるために内壁（以下、迷路壁）を設置した。高さ 0.9m の合板で 7.2m×7.2m の大きさの枠をプール内に作製し、その上部 0.8m をブルーシートで囲い、高さ 1.7m の迷路壁とした（写真 6-4、図 6-3）。



写真 6-1. プール実験場構築場所



写真 6-2. プール外壁の設置



写真 6-3. 完成した実験用プール

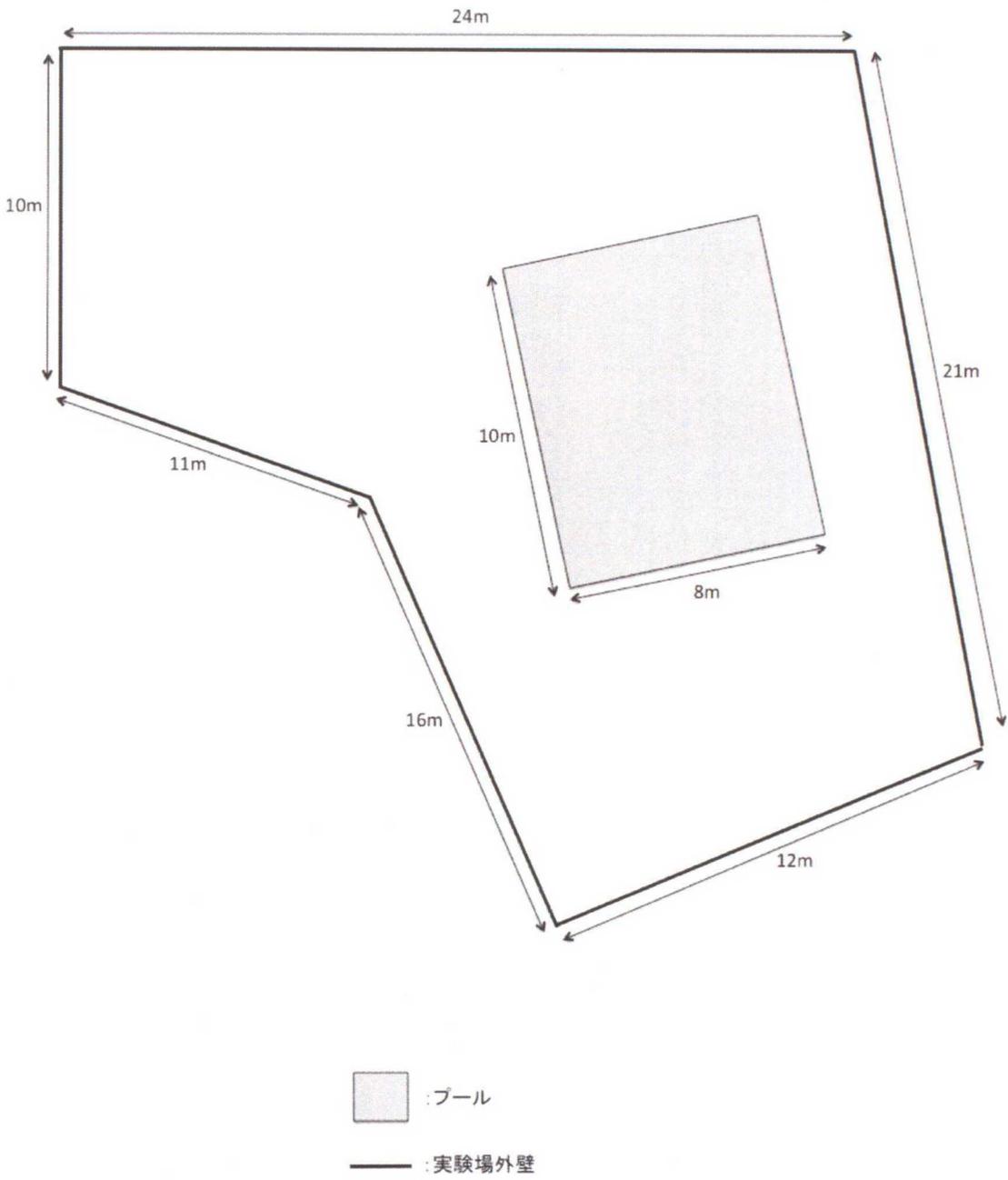
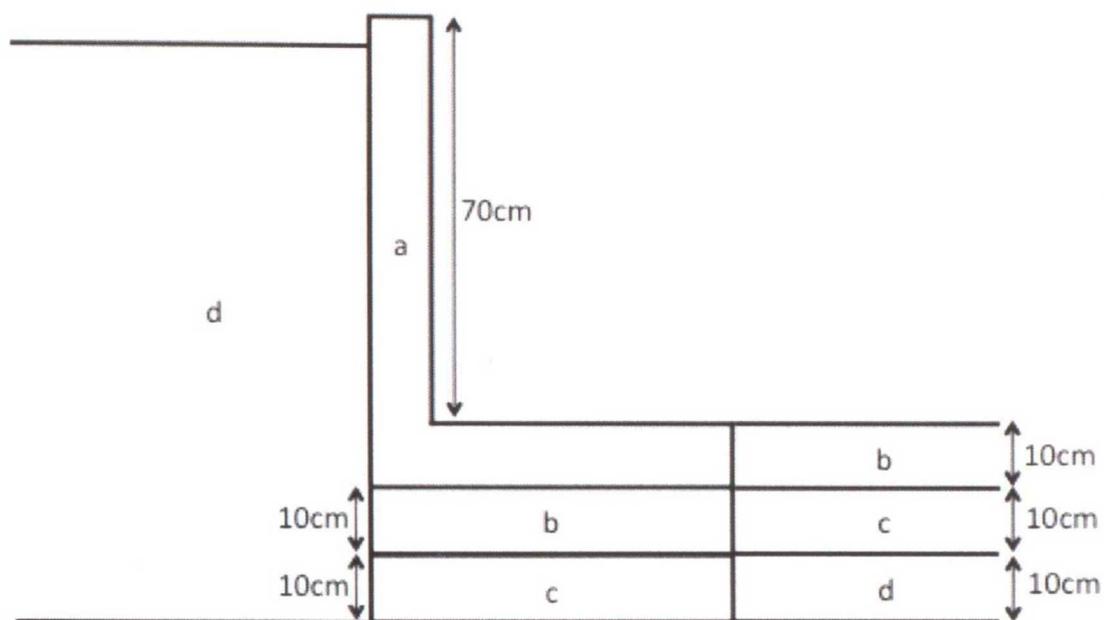


図 6-1. プール実験場の概要



a: ミルウォール(プール外壁) b: 生コンクリート c: バラスト
 d: 土

図 6-2. 実験用プール断面図



写真 6-4. 迷路壁の設置

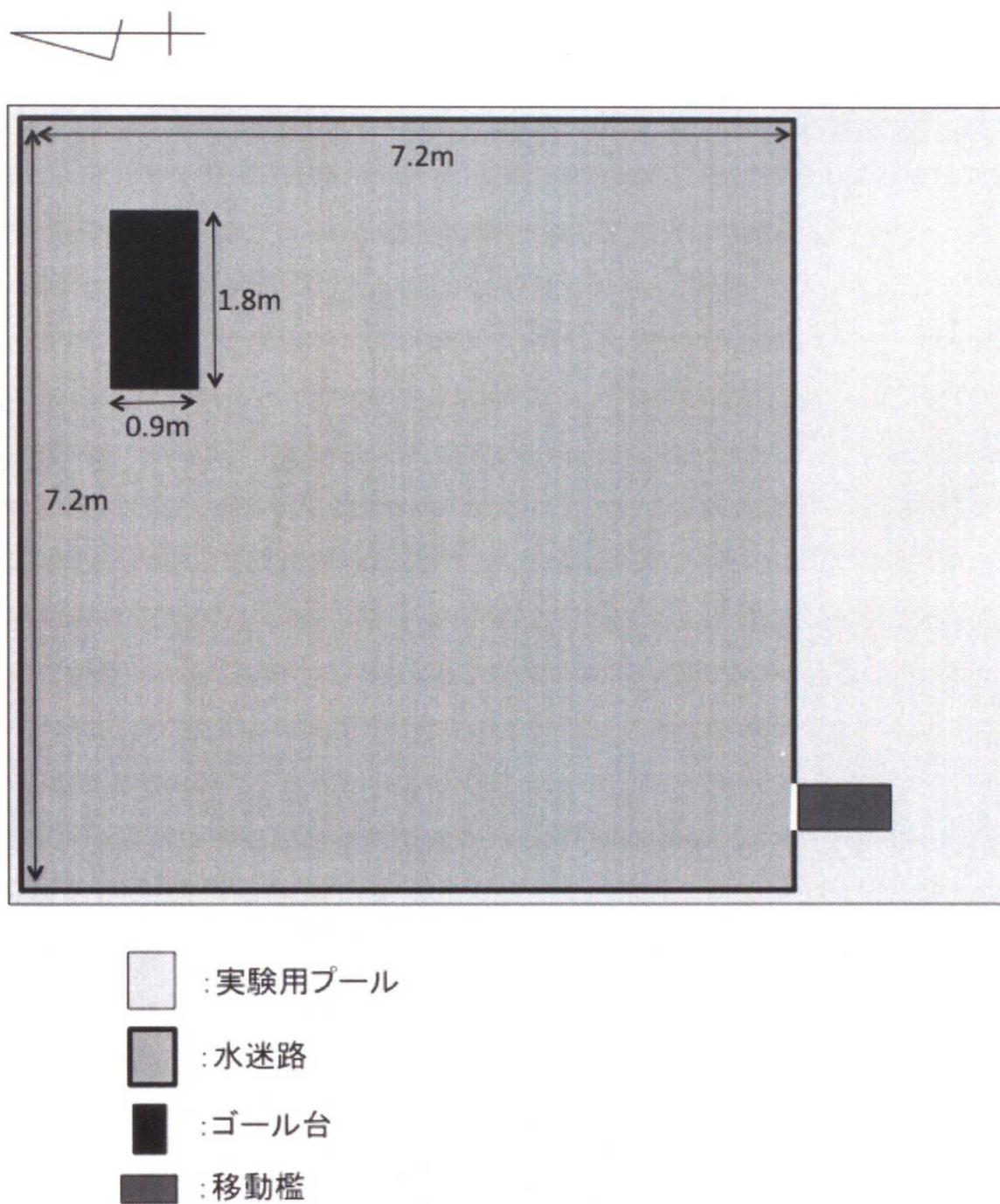


図 6-3. 水迷路の概要

2. 供試個体

供試個体は、第5章の実験に供試した2頭とした。供試個体の詳細は表6-1に示した。大型哺乳類の成獣を供試個体とした水迷路実験が、これまで世界的に全く行なわれていないため、人間側と動物側の両方の安全性を考えた上で、供試個体は、これまでの実験で成績が良く、実験者の扱いやすいことを考慮して2頭を選抜した。供試個体の給餌は1日1回、16:30から17:00の間に行ない、飼料給与量は通常600gとしていたが、実験期間においては通常量の80%である500gとした。

3. 馴致

馴致は、供試個体をプール実験場への移動訓練から開始した。移動檻に入れた供試個体を軽トラックの荷台に乗せ、実験者も荷台に乗り、実験補助者が軽トラックを運転してプール実験場まで輸送した。輸送中の供試個体には、実験者により少量の飼料が与えられた。プール実験場に着くと、供試個体を荷台から降ろし、移動檻に入れたまま実験場内で供試個体に約100gの飼料を20分から30分かけて与えた。供試個体が飼料を食べ終わると、再び荷台に乗せ、イノシシ飼育棟まで輸送した。この手順で1日1回、7日間の輸送およびプール実験場に対する馴致を行なった。

プール実験場に対する馴致が完了した供試個体は、実験用プールおよび水に対する馴致を行なった。実験場に輸送した個体を移動檻に入れた状態で、プールに入れて報酬を与えた。報酬は、これまでの実験で使用してきた焼き菓子では水に浮く、水に解けるという理由から使用が困難となったため、飴（キュービィロッププール：株式会社ブルボン、栄養成分は表6-2に示した。）を使用した。プールの水深は最初15cmとして3日間の馴致を行ない、20cmに上げて3日間、30cmに上げて3日間の馴致を行なった。

水に対する馴致が完了した供試個体は、実験で使用するゴール台に対する馴致を行なった。ゴール台は合板(180cm×90cm)をL型鋼で作製した高さ50cmの台に取り付けて作製した。合板は人工芝を張り、供試個体が滑らずにゴール台へ登れるようにした。馴致においては、ゴール台を迷路壁の外に設置し、その上に移動檻に入ったままの供試個体を乗せて報酬飼料を約50g与えた。この時の水位はゴール台が水面下5cm以下になるように水を入れた。

4. 水迷路実験

迷路壁の内側を水迷路として使用した（図 6-3）。プールの水深が 70cm になるように水を入れた。ゴール台はスタート位置の対極位置に壁から 1.5m 離して設置した。ゴール台が水面下 10cm になるように水位を調節した。スタート位置には移動檻を高さ 50cm の金属製の台に乗せて設置した。スタート位置には合板で高さ 1.7m の迷路壁を作り、そこに移動檻の入り口の大きさと同等のサイズの穴を開けスタート口とした。スタート位置の概要を図 6-4 に示した。

本実験は実験者および実験補助者 2 名の計 3 名で行なった。実験はまず、実験者が移動檻の前後の扉を開けた。次に、供試個体が自ら出ない場合には、実験補助者により移動檻後方から押出板（合板および鉄パイプで自作）で供試個体を徐々に押し出して、迷路内へ供試個体を入れた。供試個体が迷路内に入るとすぐに、もう 1 名の実験補助者がスタート口を迷路壁の外側から合板で塞いだ。この際、実験者はスタート位置の迷路壁内側にカーテン状取り付けたブルーシートにより、スタート部の迷路壁を内側から覆った。これにより、迷路壁の内側水面上部が前面ブルーシートで覆われた状態になった。ゴール台にたどり着き、台に登った個体には、実験者が迷路外からゴール台に報酬を投げ入れて与えた。10 粒の報酬を摂食した後、実験者の誘導により供試個体を泳がせて移動檻まで戻した。スタートしてから 3 分間経過してもゴール台に登らない場合は、迷路外からの実験者の誘導によりゴール台へ誘導し、台の上で報酬を与えた。実験は 1 日 3 試行、連続 4 日間行なった。

5. 記録方法および記録項目

実験時の供試個体の行動は、2 台のビデオカメラ（SONY: HDR-CX500）を用い死角ができないように記録した。カメラは、迷路壁外側に設置した鉄パイプに固定した三脚に取り付けた。また、カメラの位置が目印になってしまう可能性があったため、記録用のビデオカメラと同じ形状をしたダミーのカメラも 2 台セットした。記録用は迷路の東西に 1 台ずつ、ダミーは南北に 1 台ずつ設置した。供試個体の行動はモニターで観察し、さらに実験後に録画した映像を元にして詳細な解析を行なった。

ゴール台に登るまでの時間（以下、到達時間）を計測した。さらに、スタートからゴール

までの供試個体の移動した軌跡を記録した。

表6-1. 供試個体情報

個体ID	月齢 ¹⁾	性別	体重(kg) ²⁾
C	15	雄	32.5
F	15	雌	25.5

¹⁾捕獲日から推定

²⁾実験開始前日に測定

表6-2. 報酬飼料栄養成分(112g当たり)

エネルギー	440kcal
タンパク質	0g
脂質	0.2g
炭水化物	109.6g
ナトリウム	0.4mg
ビタミンC	186mg

キュービィロップ:株式会社ブルボン

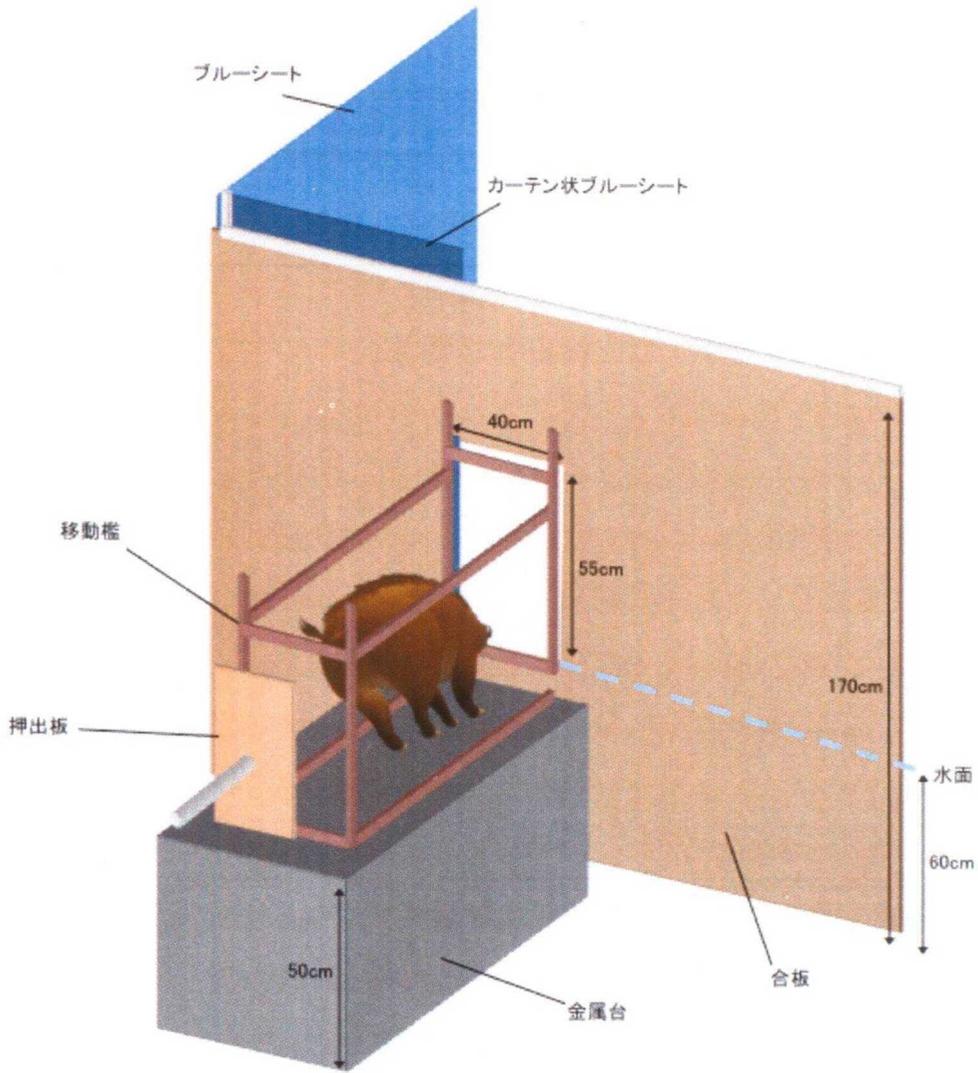


図 6-4. スタート位置の概要

結果

2頭の供試個体は、馴致方法の項に記載したとおり、どちらも実験場までの移動に短期間で慣れ、水に対しても顔を水の中へ入れて餌を探すようになるまでに慣れた。

個体 C におけるゴール台への到達時間の推移を図 6-5 に、水迷路での軌跡を図 6-7 に示した。個体 C の実験 1 日目は、天候不順により実験時の気温が 15℃以下になったため試行回数を 2 回にした。個体 C は 4 試行目まで制限時間内にゴール台に辿り着くことができなかった。試行 1 ではスタート付近から移動することがなく、試行 2 では迷路壁に沿って泳ぐようになったがゴール台に辿り着くことは無かった。試行 3 および 4 ではプール中央を泳ぐようになり、ゴール台付近に近づくもののゴール台に登ることは無かった。試行 2 から 4 まではスタート付近から泳ぎ始め、折返してスタート付近へ戻ることを繰り返すという遊泳パターンであった。試行 5 において個体 C は 152 秒でゴール台に到達した。試行 6 では到達時間が 29 秒となり試行 5 よりも大幅に短縮した。以降は、試行 7 で 14 秒、試行 8 で 22 秒、試行 9 で 25 秒、試行 10 で 7 秒、試行 11 で 7 秒の到達時間であった。試行 6 から 8 において個体 C はスタート付近の壁沿いを少し移動した後にゴール台まで泳ぐパターンであったが、試行 9 から 11 ではスタート付近の壁沿いを泳ぐことなくゴール台へ向かった。

個体 F におけるゴール台への到達時間の推移を図 6-6 に、水迷路での移動軌跡を図 6-9 に示した。個体 F は、2 試行を終えると体の震えが強くなり体力の低下が見られたため、実験 1 日目から 3 日目までの 1 日の試行数を 2 回に変更した。個体 F は、試行 3、試行 5 および試行 9 においてゴール台へ到着した。到達時間は試行 3 で 105 秒、試行 5 で 15 秒、試行 9 で 47 秒であった。ゴールへ到着した試行の軌跡は、試行 3 では迷路壁沿いを泳ぐ軌跡になり、試行 5 では迷路壁沿いを泳ぎスタート付近へ戻ってくることを繰り返した後にプール中央部を通る軌跡になり、試行 9 では迷路壁沿いを泳ぐもののスタート付近に戻らずにゴールに到達する軌跡となった。ゴールへ到着しなかった試行では、試行 1 におけるプール全体を泳ぎ回る軌跡、試行 2 および 6 におけるスタート付近にとどまり泳ぐことが少ない軌跡、試行 4、7 および 8 における迷路壁に沿って泳ぎ、スタートへ戻ってくることを繰り返す軌跡が見られた。

個体 C のみ、全試行終了後にゴール台の位置を変更した確認実験を 1 試行行なった。この試行では、ゴール台をこれまでの試行の位置と反転させた位置に設置して行なった。その結果は図 6-8 に示した。個体 C は 119 秒でゴール台に到達した。個体 C は、これまでの試行においてゴール台のあった場所まで泳いで行き、スタートへ戻ることを 3 回繰り返した後にゴール台に到達する軌跡を示した。

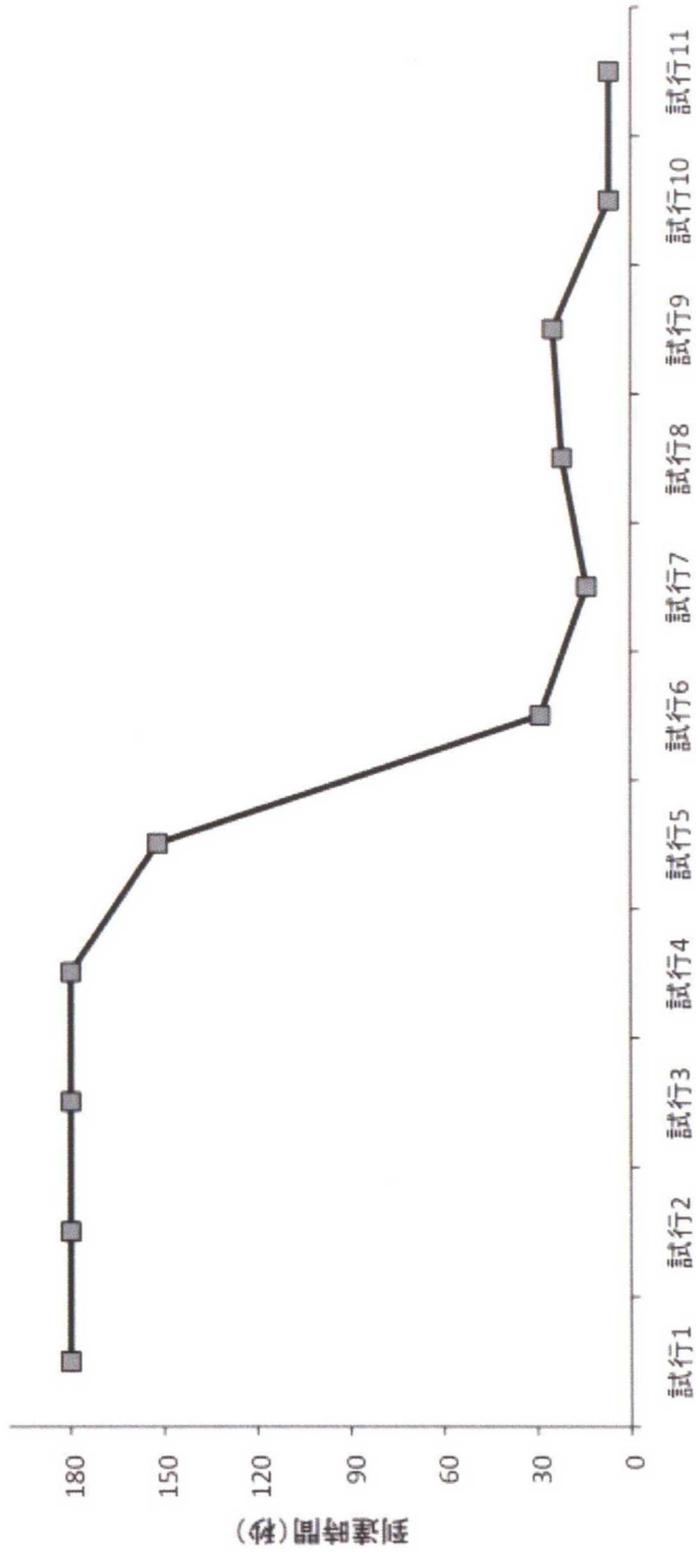


図 6-5. 個体 C における到達時間の推移

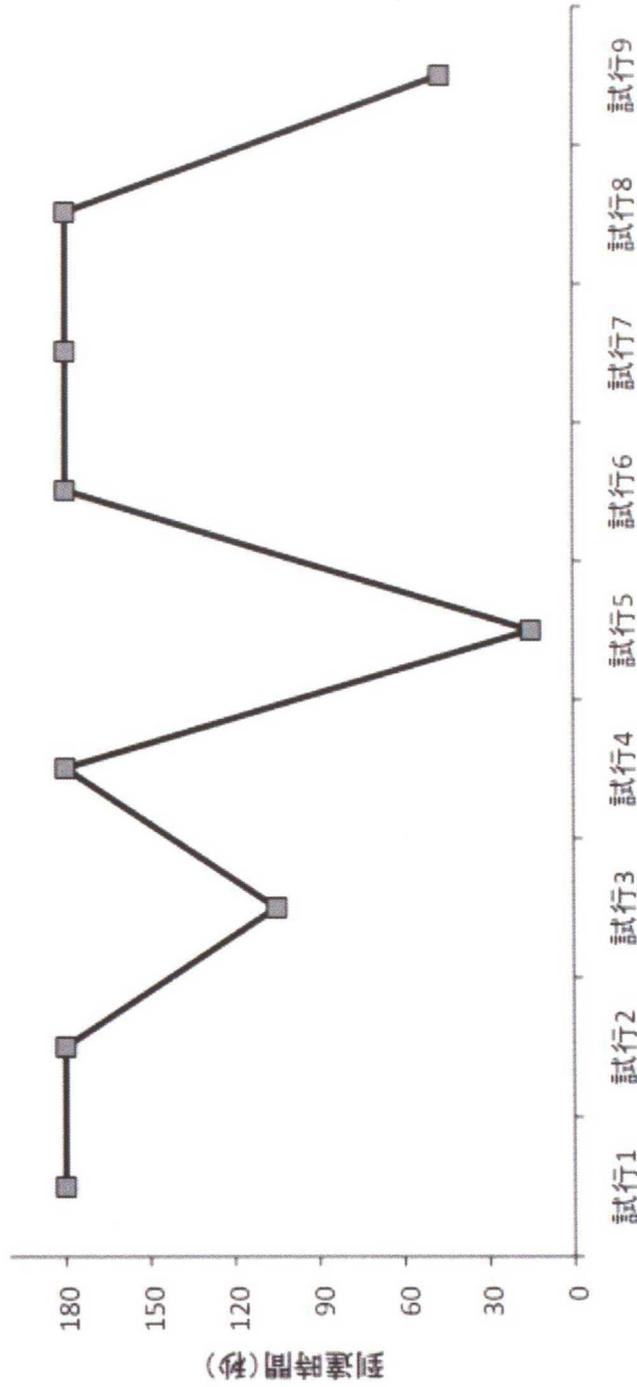
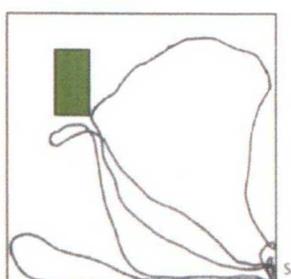


図 6-6. 個体 F における到達時間の推移

実験1日目

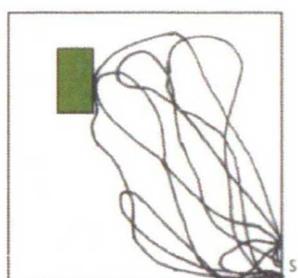


試行1

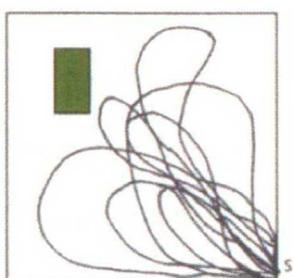


試行2

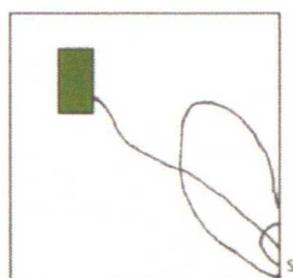
実験2日目



試行3

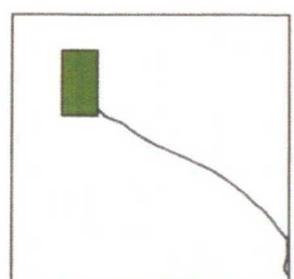


試行4

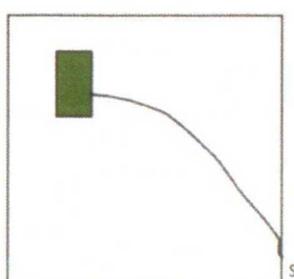


試行5

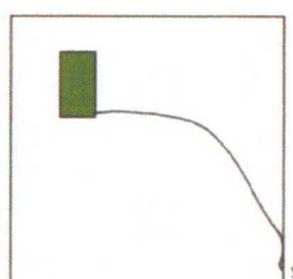
実験3日目



試行6

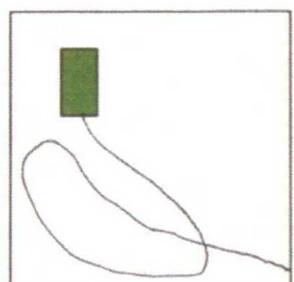


試行7

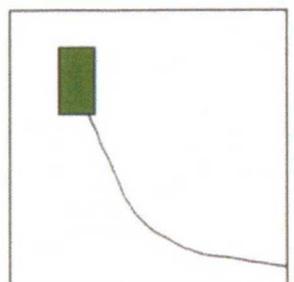


試行8

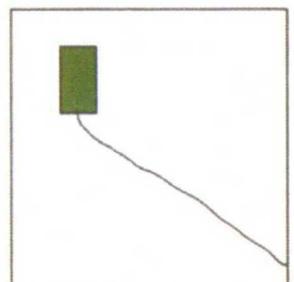
実験4日目



試行9



試行10



試行11

図 6-7. 個体 C における水迷路での軌跡

確認実験

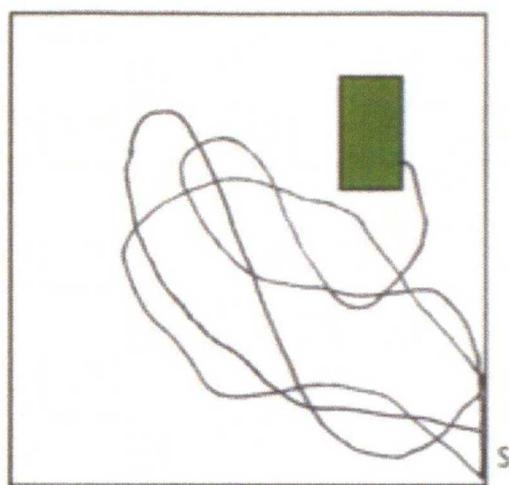
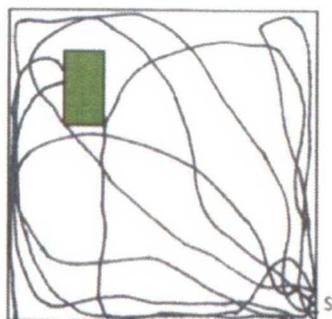
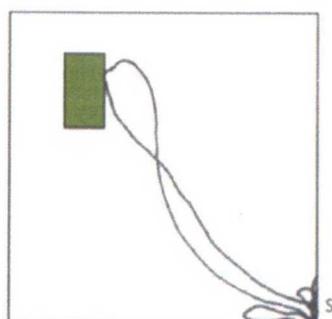


図 6-8. 個体 C における確認実験での軌跡

実験1日目

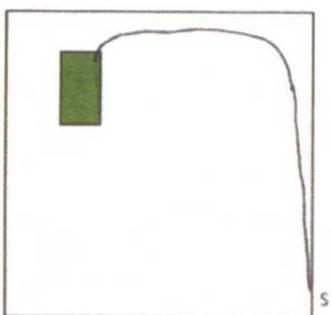


試行1

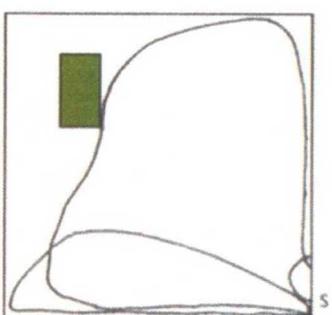


試行2

実験2日目

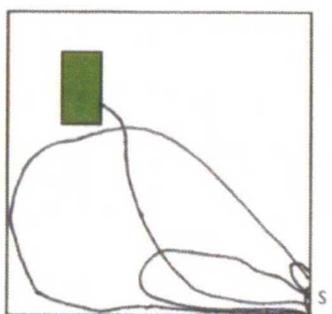


試行3

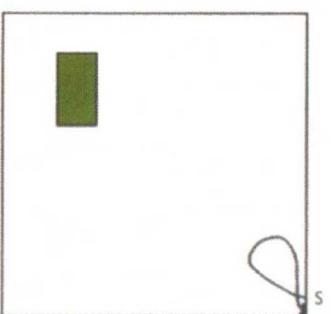


試行4

実験3日目

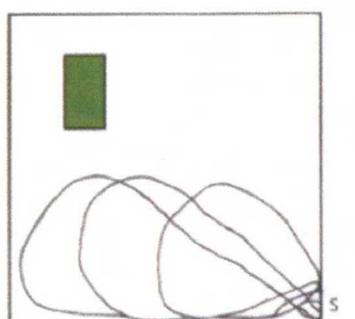


試行5

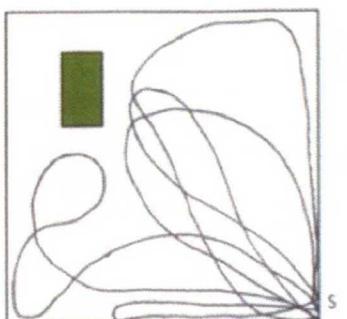


試行6

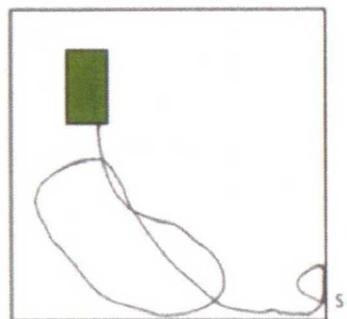
実験4日目



試行7



試行8



試行9

図 6-9. 個体 F における水迷路での軌跡

考察

個体 C は、5 試行目に初めてゴール台に到達し、その後の試行では短時間でゴール台へ到達し、試行 10-11 では到達時間が 7 秒になった。Morris⁷¹⁾ は、ラットにおける Morris 水迷路実験でゴール台に到達した個体は、その直後の試行において到達時間を急激に短縮させ、その後の試行では緩やかに短縮させることを報告した。Czurko ら⁷²⁾ も、Morris 水迷路において実験的処理を行っていない対照群のラットが、実験開始から 8 試行以内でゴール台に到達し、その後の試行で急激に到達時間を短縮させることを報告した。また、到達時間は Morris の報告⁷¹⁾ では 5 秒から 8 秒の間で安定し、Czurko らの報告⁷²⁾ においても 8 秒以下で安定していた。マウスにおいても同等の到達時間の推移が報告されており^{73, 74)}、人においても仮想 Morris 水迷路実験で同等の結果を示している^{75, 76)}。これらの報告と本実験における到達時間の推移を比較すると、一度ゴール台に到達すると、その後の試行で到達時間が急激に減少し、その後は短時間でゴールに到達するようになることが類似していた。このことは、イノシシが水面下のゴールを泳いで見つけ出すことができ、その場所を学習する能力に関しては齧歯類や人と同程度であることが示唆された。

Janus⁷⁷⁾ は、Morris 水迷路におけるスタートからゴール台到達までの軌跡の代表的な例を記載した。それによると、Morris 水迷路に入れられたマウスは、①最初の試行においてプールの壁に沿って泳ぎ、②その後は徐々にプールの中央付近を泳ぐようになり偶然にゴールに到達する、③ゴールに 1 度到達するとプールの壁沿いを泳ぐことは減少し、中央付近を頻繁に泳ぐようになり、④最終的にはゴール台に向かい直線的に泳ぐようになるもしくは、ゴール台付近を中心に泳ぐようになる、とされている。本実験の個体 C は試行 1-2 ではスタート付近の迷路壁に沿って泳ぐことが多く、試行 3-4 ではプール中央を泳ぐようになり、ゴール台に到達した後の試行では直線的にゴール台へ向かうようになった。この結果は、マウスの結果と類似しており、イノシシがマウスと同様の探査戦略を行なっている可能性があることが示唆された。ただ、マウスのように壁に沿ってプールを周回することは本実験のイノシシ 2 個体では見られなかった。本実験では、プールの角および迷路壁に直面するとスタート付近に折り返して泳ぐパターンがほとんどであり、これはプールの形状が正方形であることが関

係していると考えられた。多くの Morris 水迷路で使用されている円形のプールを利用すればプールの壁と対面することがないため、イノシシにおいても壁沿いを周回するパターンをとる可能性もある。

個体 C で行なった確認実験では、ゴール台をそれまでの試行で設置した場所から移動させても、元の位置へ何度も泳いで行った。ラットにおいてもゴール位置を学習させた後にゴール位置を変更すると、変更前の場所を中心に泳いでいることが報告されている^{71, 72)}。このことから、個体 C は確認実験までの 11 試行以内でゴール台の位置を学習しており、その位置を迷路外もしくはゴール台以外の迷路内の何かを標識として利用していることを示唆した。

個体 F は連続してゴール台に到達することがなかった。これは、個体 F がプール外へ出ようとするモチベーションが強かったことが理由として考えられる。個体 F は個体 C と比較すると迷路壁に沿って泳ぐことが多く、スタート付近に留まることも多かった。江口ら⁷⁸⁾は幼齢イノシシにおける水泳行動の観察により、プールに入れられた個体はプール中央付近を泳がず、常にプール外へ上がろうと壁に沿って泳ぐことを報告した。これと同様に、個体 F もプール外へ脱出する意識が強かったため迷路壁に沿った泳ぎが多くなったと考えられる。さらに、本実験では、試行終了時に供試個体をスタート場所まで誘導し移動檻に回収していたため、スタート付近が供試個体にとってプール外へ出られる場所という認識が強かったためスタート付近に留まることが多くなったと考えられる。

また、ゴール台に登ることに対するモチベーションが個体 F では低かったことも理由として考えられる。Morris 水迷路実験における供試動物では、水面下の台に上ることにより泳ぐことを回避できることが大きなモチベーションとなっている。しかし、本実験のプールは水深が 70cm であり、供試個体は迷路壁に前肢を掛けることにより後肢がプールの底に着くため、これによりゴール台に上がらなくても泳ぐことを回避できた。さらに、個体 F は個体 C と異なり、ゴール台で報酬を食べることがほとんどなかったため、ゴール台に上がることへの利点が個体 F にはほとんどなく、前述のようにプール外へ出ようとする意識が強くなったと考えられる。これを解決するためには、水深を深くすることが最も良い方法であるが、イノシシのような大型哺乳類を供試動物とする場合は、実験場がさらに大きくなり、労働的および経済的な理由から簡単に行なえることではない。やはり、ゴール台へ行くことへのモチベーションを上げるため、馴致および訓練段階において実際にゴール台で餌を与える等の行程を

加えることが重要であると考えられた。

本実験に供試した 2 頭のイノシシは、実験終了までスタートからプールへ自ら入ることはなく、実験者によって強制的に導入された。このことは、イノシシが水に入ることに對して強い恐怖感や不安感を持っていることを示唆しており、自然環境下においてもイノシシが生息域拡大のために自ら海に入る可能性はほとんどないことを示している。そのため、これまでに報道されたイノシシが海を泳いでいる状況は、イノシシが偶然に海へ転落した場合や猟犬に追われる等により行き場をなくし海側へ逃げなくてはならない等の状況が生み出した結果（江口，私信）が妥当であると考えられる。しかし、本実験において 1 頭の供試個体がゴール台の位置を学習したことは、食料を摂取する等の目的があれば、野生個体においても川幅の狭い河川や小さな池等を泳いで渡る可能性もあることを示唆した。そのため、河川や池が隣接するような農地においてイノシシによる食害が発生した場合は、そこを泳いで来る個体も想定した被害状況の確認と対策が必要となるかもしれない。

以上のことから、実験動物と同様にイノシシにおいても水面下にあるゴールを泳いで見つけ出し、その位置を学習できることが示唆された。さらに、プール内でイノシシが、迷路外刺激を主な標識としてゴールの位置を学習していることも示唆された。水迷路においては、これまでに行なった迷路よりも訓練や馴致に要する期間が短くても、適切に学習能力を評価することが可能であると示唆された。

総合考察

本研究では、これまで世界的に行なわれていない大型野生哺乳類における迷路実験をイノシシにおいて行ない、学習能力評価した。複合 T 字迷路を用いた場所学習課題（第 3 章）においてイノシシは、ゴールまでの到達時間とエラー回数をセッションごとに減少させ、特にセッション 1 からセッション 2 にかけて大きく減少した。このような結果は、迷路の形状が異なるものの、ウシ⁵⁷⁾、ウマ^{9, 24)}、ブタ⁵⁵⁾およびヒツジ²²⁾においても類似したものとなっており、セッション 1 からセッション 2 にかけての到達時間とエラーの大きな減少はどの動物種でも認められ、大型の哺乳類における場所学習課題ではこのような学習曲線となることが考えられた。また、場所学習課題の 1 つである水迷路実験（第 6 章）においても 1 度ゴールに到達したイノシシの到達時間が急激に短縮し、ゴールまでの経路も最短距離を取るようになり、マウスおよびラットという小型哺乳類と同様の結果を示した⁷¹⁻⁷⁴⁾。このようなことから、大型野生哺乳類であるイノシシとブタやウシ等の家畜、さらにラット等の実験動物が、迷路において場所学習課題を遂行した場合の学習過程は類似したものとなることが示唆された。しかし、同じ実験手法により動物種間で場所学習課題における学習能力を比較した場合には違いが見られた。Hebb-Williams 迷路実験（第 5 章）においてイノシシの学習速度は、これまでに報告された中で最も良かったウシ¹⁹⁾よりも速く、迷路内で見られたエラーもウシとネコ⁵⁸⁾とは同等であり、それより小型の動物であるフェレット⁵⁹⁾やラット⁵⁸⁾よりも少なく、イノシシが哺乳類の中でも特に高い学習能力を持っていることが示された。野生動物の学習能力に関して以前は、野生動物よりも家畜のほうが行動の可逆性に優れており、これによって家畜が環境の変化に対し比較的容易に行動を適応的に変化させるため、家畜の学習能力が野生動物よりも優れていることが指摘されていた⁷⁹⁾。しかし、本研究においてイノシシの学習能力は、他の動物種と比較して劣っていることはなく、むしろ優れている可能性も示唆されていることから、前述のような家畜との学習能力の大きな違いはないと考えられた。家畜化による学習能力の変化に関する研究は、現在ほとんど行なわれておらず、今後取り組むべき研究課題であると考えられ、特にイノシシはブタの直接的な祖先種であり、この 2 種を同じ実験装置と実験手法で研究することは、家畜化と学習能力の関連を明らかにするであ

ろう。

イノシシが高い学習能力を持っていることは、自然環境下における彼らの生態学的特性による可能性が考えられた。イノシシは活動時間の大半を森林内やヤブの中を移動し食物を摂取している⁸⁰⁾。さらに、使い慣れたいくつもの獣道を通り餌場に移動している⁶³⁾。このようにイノシシは自然環境下で食物を得るために移動を繰り返しており、これまでの採餌場所、未踏の場所、現在の自身の位置とそれらの場所との位置関係を、様々な周辺環境を標識として認知、学習することは非常に重要なことであり、学習能力が高くなる要因であると考えられた。また、イノシシは特定の縄張りを持たず、ニオイ等によるマーキングも行なわないため、場所を特定するためには周辺環境をたよりにしなければならず、この点もイノシシの学習能力、空間認知能力を高めた要因である可能性が考えられた。

本研究においてイノシシが場所学習課題、つまり報酬となる食物とそれが得られる場所との関係を学習したことは、農作物被害対策において重要な知見となるかもしれない。場所学習課題は、実際の被害現場において野生個体が食物と集落、食物と農地の関係を周辺環境から学習することと同様のことである。そのため、被害対策として行なわれている集落や農地周辺における餌付け要因の除去や、農地に侵入される前に防除柵を設置することは、イノシシに食物の場所を学習させない有効な手段であり、本研究の成果はこれを支持するものとなるであろう。また、イノシシが迷路内刺激を手掛かりとし、報酬の位置を学習したこと（第5章）も被害対策においては重要な知見となるかもしれない。被害現場においては、その効果がほとんど無いにも関わらず、赤色灯や青色LEDを防除対策として農地周辺に設置する場合がある⁶¹⁾。本研究の成果から考えると、このような光を用いた防除対策は、効果が無いばかりか、イノシシが光と農地との関連を学習してしまう可能性があり、光を手掛かり刺激として新たな農地に侵入し被害を拡大させてしまうことが考えられる。また、視覚刺激である光以外にも、臭覚刺激である忌避材や聴覚刺激であるラジオ等のおとによる防除も同様に手掛かり刺激となる可能性もあり、これらを利用した防除は行なうべきでないことが考えられた。

本研究はイノシシの学習能力に焦点を当てたものであったが、研究過程においてイノシシの警戒心に関する知見も多く得られた。野生動物であるイノシシの警戒心の強さにより、本研究の実験手法、特に馴致および訓練手法はその期間を中心に、参考とした家畜や齧歯類における実験から大きく変更した。イノシシの警戒に関しては、第2章におけるオープンフィ

ールド実験および第3章における複合T字迷路において報告したように、実験装置内で多くの警戒行動が認められた。家畜におけるオープンフィールドや迷路を使った実験では、実験装置内での供試動物の警戒行動に関する記述はほとんどなく、顕著な行動を示していないことが考えられたが、本研究のイノシシにおいては、頭を上下に動かし周囲を確認する、尾を立てるといった警戒行動が明白に認められ、警戒心が非常に強いことが示唆された。また、オープンフィールド実験において警戒心が極端に強いと判断した個体が、その後の迷路実験でも同様に特別強い警戒心を示したため供試個体から除外したことから、オープンフィールド実験がイノシシの警戒心を評価することのできる実験手法であると考えられ、今後、イノシシを含めた中・大型野生哺乳類の警戒心や恐怖心を評価するための有効な実験手法としてオープンフィールド実験を行なうべきだと思われる。

以上により、本研究において、イノシシは様々な迷路実験の遂行が可能であり、家畜や齧歯類と比較して同等もしくはそれ以上の学習能力をイノシシが持つことを初めて明らかにした。この成果は、科学的基礎知見に留まらず、農地へのアプローチや侵入経路等の被害対策に関連したイノシシの行動特性を学習能力の観点から新たに解明することを可能にすると考えられた。さらに、本研究は、大型野生哺乳類において迷路学習実験を行なった初の研究であり、野生哺乳類における学習能力に関する心理学的研究のみならず、行動学的研究の発展に大きく貢献するものと期待される。

要約

動物の学習能力を、その行動から評価する方法の 1 つとして、迷路を用いた実験が多く行なわれている。供試動物は、現在までそのほとんどが、実験動物として確立されたラットとマウスであり、それ以外では、中・大型の家畜を中心にいくつかの研究が報告されているに過ぎない。さらに、中・大型の野生哺乳類では、迷路を用いた研究は世界的にほとんど行なわれていない。野生哺乳類において迷路実験を行なうことは、学習能力に関する新たな知見を得られる可能性がある。また、家畜における学習能力に関する知見が、飼育管理等に関する問題の解決に貢献しており、野生哺乳類における知見も、彼らに関わる問題の解決に繋がる糸口になることも考えられる。

そこで本研究では、イノシシにおける迷路実験の手法を検討することおよび学習能力に関する基礎的知見を得るために、様々な迷路により学習実験を行なった。

第 1 章では、イノシシを迷路実験に供試するための馴致、訓練方法の確立および実験を行なうための適切な実験施設の設計、構築を行なった。野生哺乳類における迷路学習実験が、これまでにほとんど行われていないため、家畜における研究を参考に迷路実験場を設計した。実験場は、屋外に構築し、面積は 121 m² (11m×11m) であり、周囲を高さ 2m の障壁で囲った。警戒心が強く、扱いにくいイノシシを供試動物とするため、人および実験施設に対する馴致を長期間行なった。供試イノシシは生後約 1 ヶ月の野生個体を捕獲し迷路実験場に近接する飼育施設に導入した。導入後、実験者が毎日接することによって人に対する警戒心が低くなるまでに 7~10 ヶ月を要した。次いで、実験施設までの移動に使用する檻への導入訓練を供試個体が自発的に檻に入るようになるまで行なった。この訓練には 2~6 週間を要した。移動檻への導入訓練終了後、迷路実験場への移動訓練および実験場に対する馴致を行なった。移動中および実験場において、移動檻内で供試個体が警戒行動や驚愕反応を示さなくなるまで馴致を続けた。この馴致には 4~6 週間の期間を要した。イノシシは、実験施設に導入するまでに家畜や実験動物よりも長期間の馴致や訓練を必要とするものの、これらの期間を十分に設けることにより、イノシシを実験に供試できる状態にすることが可能であった。以上の結果、実験施設と訓練および馴致法が確立でき、第 2 章以降の実験を実施した。

第 2 章では、迷路実験を開始する前に、新奇環境や迷路のような障壁で囲まれた実験装置にイノシシを導入した場合の行動変化をオープンフィールド (OF) 実験により調査した。3m × 3m の OF を作成し、その中に供試個体を導入した。OF の中央には飼料を置き、1 日 5 分間、3 日連続で観察を行なった。実験 1 日目には OF 内を歩き回る移動が多くみられたが、2 日目には減少した ($P < 0.01$)。それとは逆に、摂食は、実験 2 日目以降に 1 日目と比較して増加した ($P < 0.01$)。家畜における実験では、OF 内での移動の減少が新奇環境に対する慣れの指標とされているが、イノシシも同様に実験装置に対して慣れたため移動が減少し、それと対応して摂食が増加したと考えられた。警戒行動の発現回数には個体差が見られ ($P < 0.01$)、多く発現した個体は、実験装置から脱出を試みる行動も発現した。新奇環境に対する警戒や実験装置へ閉じ込められることに対する恐怖には個体により違いがあり、OF での警戒行動が、迷路実験における訓練期間や供試個体としての適正を判断する指標になる可能性が示唆された。

第 3 章では、T 字迷路を 2 つ組み合わせた複合迷路により、イノシシの学習能力を調査した。迷路内の一部を利用した馴致および訓練の後、本試験を行なった。本試験はゴール地点に報酬を置き、6 試行/セッション、1 セッション/日とし、連続 4 日間行なった。ゴールに到達するまでの時間は、セッション 1 と比較してセッション 3、4 において短縮した ($P < 0.05$)。エラー回数もセッション 1 と比較してセッション 2、3 において減少し ($P < 0.01$)、セッション 4 ではエラーが無くなった。これらの結果を家畜における迷路実験と比較すると、イノシシが家畜と同等もしくはそれ以上の学習能力を持つことが示された。そして、イノシシにおいても到達時間とエラー回数が、齧歯類の迷路実験と同様に学習能力を評価する指標として有用であることも示唆された。スタート方向への逆走回数は、セッション 1 と比較してセッション 2、3、4 において減少した ($P < 0.01$)。供試個体の 2 頭が、迷路の壁を飛び越えようとする等、迷路装置に慣れなかったため、実験から除外した。この 2 頭は OF 実験において警戒行動を多く発現した個体であり、このような警戒心が特別強い個体は、実験装置に対して慣れづらく、迷路実験の供試個体として適切でないことが示唆されたことから、前章の OF 実験の有用性が示された。

第 4 章では、実験動物やウシ等の大型家畜において学習能力評価に用いられている T 字迷路より複雑な Hebb-Williams 迷路によりイノシシの迷路学習能力を調査した。6m 四方の

Hebb-Williams 迷路を作成し、そこに対する 10 日間の馴致終了後に訓練課題 (6 課題) を行なった。訓練課題の学習基準に達した 4 頭の供試個体で、引き続き 12 課題ある試験課題を行なった。試験課題は 1 日 1 課題、8 試行/課題を行なった。供試個体の移動経路から、超過侵入スコア (TEES)、学習速度スコア (%R)、視覚能力スコア (%P) を算出し解析した。課題 12 の TEES が他の課題よりも有意に高かった ($P<0.05$)。TEES が高いほど難易度が高いため、課題 12 が最も難しく、続いて課題 8 が難しいという結果となった。課題 8 および 12 の難易度が高いことは、ウシとウマにおける実験でも同様の結果が示されており、両課題が中・大型の哺乳類に共通して難しい課題であることが考えられた。%R は 78.7 となり、イノシシが各課題の試行の早い段階でゴールまでの経路を学習したことが示された。また、この結果は他の動物種と比較しても最も高い値となり、イノシシの学習速度が非常に速いことも明らかとなった。%P は 24.2 となり、イノシシが迷路の形状を認識するために視覚的情報を重要としていることが示唆された。

第 5 章では、迷路内の手掛かりによりゴール位置が変化する条件に対するイノシシの学習能力を T 字迷路により調査した。迷路のアーム始点には、迷路内刺激として白および黒のパネルをランダムな位置に配置した。4 頭の供試個体の内、2 頭は正刺激を白、もう 2 頭は正刺激を黒と設定し、正刺激を選択した場合は報酬を得られた。実験は、16 試行/セッション、1 セッション/日として 12 セッション行なった。16 試行中 14 試行以上の正選択が連続 3 セッション確認できた場合を学習基準とした。その結果、2 個体が 9 セッションおよび 12 セッションで学習基準に達した。これにより、イノシシが迷路内刺激を手掛かりとして報酬と刺激の関連を学習できることが明らかとなった。本結果を家畜における研究と比較すると、イノシシが同程度の迷路内手掛かり学習能力を有していることが示唆された。

第 6 章では、齧歯類において広く用いられているものの、それ以外の哺乳類を対象とした研究が極めて少ない水迷路により、イノシシの学習能力を評価することができるかを調査した。実験装置として 7.2m 四方、深さ 0.7m のプールを作成した。供試個体として、2 頭を選抜し、実験装置および水に対する馴致の後、本試験を行なった。本試験は、プールにゴールとなる台を水面下に設置し、3 試行/日、連続 4 日間行なった。その結果、1 頭は、実験期間を通してゴール台に到達することよりも、スタート付近の壁際もしくは迷路の壁に沿って泳ぐことを優先した。しかし、もう 1 頭は、実験 2 日目にゴール台へ初めて到達し、それ以降

はゴールまでの到達時間が短縮し、スタートからゴールまで直線的に泳いで到達した。さらに、この個体においてゴール台の位置を変更した追加試験を行なったところ、変更前の位置の付近を泳ぎ続け、ゴール台に到達するまでに時間を要した。これらの結果は、ラットやマウスにおける実験結果と類似しており、イノシシにおいても水面下にありそこまでの経路が決められていないゴールを泳いで見つけ出し、その位置を学習できることが示された。さらに、プール内でイノシシが、迷路外刺激を主な標識としてゴールの位置を学習していることも示唆された。

本研究において、イノシシは場所学習課題や手掛かり学習課題の遂行が可能であり、マウス・ラット等の実験動物や家畜と比較して同等もしくはそれ以上の学習能力を持つことを初めて明らかにした。そして、警戒心が非常に強いイノシシにおいても、管理・馴致・訓練を適切な方法で行なうことにより、迷路実験に供試することが可能となることを明らかにした。また、イノシシがこのような高い学習能力を持っていることは、彼らの生態的特性に由来している可能性があり、自然環境下でマーキング等を行なわず、特定の縄張りを持たないイノシシが、位置情報を入手するために視覚的情報が重要と考えられ、このような高い学習能力を有したと考えられた。この成果は、科学的基礎知見に留まらず、人と野生動物の軋轢問題への応用、特に農地や集落と食物の関連性や侵入経路等を学習能力の観点から新たに解明することを可能にすると考えられる。さらに、本研究は、大型野生哺乳類において迷路学習実験を行なった初の研究であり、野生哺乳類における学習能力に関する心理学的研究のみならず、行動学的研究の発展に大きく貢献するものと期待される。

謝辞

本実験の遂行および本論文の作成にあたり、多大なるご指導とご協力を受け賜りました近畿中国四国農業研究センター・鳥獣害研究チーム・主任研究員の江口祐輔氏に厚く御礼を申し上げます。また、ご支援をいただいた同研究センターの井上雅央チーム長（現、専門員）上田弘則主任研究員、山田彩研究員、奥野文子氏および業務第3課の皆様に心より感謝致します。

本実験の遂行ならびに本論文の作成にあたり、懇切丁寧なご指導を賜りました麻布大学大学院 獣医学研究科 動物応用科学専攻 動物行動管理学分野の田中智夫教授、植竹勝治教授に深く感謝致します。

また、本論文のご校閲を賜りました同研究科 動物応用科学専攻 野生動物学分野の高槻成紀教授に厚く御礼申し上げます。

そして、本実験にご協力を賜りました麻布大学 獣医学部 動物応用科学科 動物行動管理学研究室の諸先輩方、加瀬ちひろ氏、後輩の皆様に心から感謝いたします。

最後に、研究を行なうにあたり、環境を保障してくれた家族に感謝の意を表します。

文献

- 1) Olton, D. S., & J. Samuelson, Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2, 97-116. 1976.
- 2) Morris, R. G. M. Spatial localization does not depend on the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260. 1981.
- 3) 萬田正治・奥芳浩・足達明広・久保三幸・黒肥地一郎, 牛の色覚に関する行動学的研究. *日本畜産学会報*, 60, 521-528. 1989.
- 4) 圓通茂喜, 黒毛和種における色覚, とくに有彩色と無彩色との識別. *日本畜産学会報*, 60, 632-638. 1989.
- 5) 植竹勝治, 牛の行動による色覚検査. *日本家畜管理研究会誌*, 27, 57-63. 1991.
- 6) Rybarczyk, P., J. Rushen, & A. M. De Passillé, Recognition of people by dairy calves using colour of clothing. *Applied Animal Behaviour Science*, 81, 307-319. 2003.
- 7) Ishiwata, T., R. J. Kilgour, K. Uetake, Y. Eguchi & T. Tanaka, Choice of attractive conditions by beef cattle in a Y-maze just after release from restraint. *Journal of Animal Science*, 85, 1080-1085. 2007.
- 8) Ishiwata, T., R. J. Kilgour, K. Uetake, Y. Eguchi & T. Tanaka, Choice of attractive conditions by beef cattle in a Y-maze just after release from restraint: effect of sheep. *Animal Science Journal*, 77, 363-369. 2006.
- 9) Heird, J. C., C. E. Lokey & D. C. Cogan, Repeatability and comparison of two maze tests to measure learning ability in horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 16, 103-119. 1986.
- 10) 圓通茂喜, 試視力用ランドルト環を用いた牛の図形識別学習. *日本畜産学会報*, 60, 542-547. 1989.
- 11) Tanaka, T., K. Asakawa, H. Tanida & T. Yoshimoto, Color discrimination in sheep. *Japan Livestock Management*, 24, 89-95. 1989.
- 12) Tanaka, T., H. Hashimoto, H. Tanida & T. Yoshimoto, Studies on the visual acuity of

- sheep using shape discrimination learning. *Journal of Ethology*, 13, 69-75. 1995.
- 13) Tanaka, T., Y. Murayama, Y. Eguchi & T. Yoshimoto, Studies on the visual acuity of pigs using shape discrimination learning. *Animal Science Technology*, 69, 260-266. 1998.
- 14) Tanaka, T., Y. Murayama, Y. Eguchi & T. Yoshimoto, Studies on the visual acuity of pigs under low light intensity. *Japanese Journal of Livestock Management*, 34, 57-60. 1998.
- 15) Zonderland, J.J., L. Cornelissen, M. Wolthuis-Fillerup & H. A. M. Spoolder, Visual acuity of pigs at different light intensities. *Applied Animal Behaviour Science*, 111, 28-37. 2008.
- 16) Siegford, J. M., G. Rucker & A. J. Zanella, Effects of pre-weaning exposure to a maze on stress responses in pigs at weaning and on subsequent performance in spatial and fear-related tests. *Applied Animal Behaviour Science*, 110, 189-202. 2008.
- 17) Hebb, D. O., & K. Williams, A method of rating animal intelligence. *Journal of Genetic Psychology*, 34, 59-65. 1946.
- 18) Rabinovitch, M. S., & H. E. Rosvold, A closed field intelligence test for rats. *Canadian Journal of Psychology* 5, 122-128. 1951.
- 19) Kilgour, R. Use of the Hebb-Williams closed-field test to study the learning of Jersey cows. *Animal Behaviour*, 29, 850-860. 1981.
- 20) McCall, C. A., G. D. Potter, T. H. Friend & R. S. Ingram, Learning abilities in yearling horses using the Hebb-Williams closed-field maze. *Journal of Animal Science* 53, 928-933. 1981
- 21) Gustafsson M., P. Jensen, F. De Jonge & T. Schuurman, Domestication effects on foraging strategies in pigs (*Sus scrofa*). *Applied Animal Behaviour Science*, 62, 305-317. 1999.
- 22) Lee, C., S. Colegate & A. D. Fisher, Development of a maze test and its application to assess spatial learning and memory in Merino sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 96, 43-51. 2006.
- 23) Kovalcik, K. & M. Kovalcik, Learning ability and memory testing in cattle of different

- ages. *Applied Animal Behaviour Science*, 15, 27-29. 1986.
- 24) Marinier, S. L. & A. J. Alexander, The use of a maze in testing learning and memory in horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 39, 177-182. 1994.
- 25) 植竹勝治, 乳牛の視聴覚認知と学習を利用した群管理技術に関する研究. 北海道農業試験場研究報告, 170, 9-43. 1999.
- 26) 江口祐輔, 食害イノシシの行動管理. 日本家畜管理学会誌, 37, 129-135. 2002.
- 27) Eguchi, Y., H. Tanida, T. Tanaka & T. Yoshimoto, Color discrimination in wild boars. *Journal of Ethology*, 15, 1-7. 1997.
- 28) 堂山宗一郎・江口祐輔・金子直哉・植竹勝治・田中智夫, イノシシにおける純音に対する反応を基にした可聴域調査. *Animal Behaviour and Management*, 45, 78. 2009.
- 29) Eguchi, Y., T. Tanaka & T. Yoshimoto, Dominance order and its formation in wild boars, *Sus scrofa leucomystax*, under captive conditions. *Japanese journal of livestock management*, 33, 33-38. 1997.
- 30) Eguchi, Y., T. Tanaka & T. Yoshimoto, Courtship behavior of Japanese wild boars, *Sus scrofa leucomystax*, under captive conditions. *Animal Science Journal*, 70, 129-134. 1999.
- 31) Eguchi, Y., T. Tanaka & T. Yoshimoto, Behaviour of Japanese wild boars, *Sus scrofa leucomystax*, during the first week after parturition in farrowing pens. *Animal Science Journal*, 70, 360-366. 1999.
- 32) Eguchi, Y., T. Tanaka & T. Yoshimoto, Behavioural responses of Japanese wild boars to the person in attendance during the pre- and post-farrowing periods under captive conditions. *Animal Science Journal*, 71, 509-514. 2000.
- 33) Eguchi, Y., T. Tanaka & T. Yoshimoto, Some aspects of farrowing in Japanese wild boars, *Sus scrofa leucomystax*, under captive conditions. *Animal Science Journal*, 72, 49-54. 2001.
- 34) Gustafsson, M., P. Jensen, F. H. De Jonge, G. Illmann & M. Spinka, Maternal behaviour of domestic sows and crosses between domestic sows and wild boar. *Applied Animal Behaviour Science*, 65, 29-42. 1999.
- 35) Spinka, M., G. Illmann, F. De Jonge, M. Andersson, T. Schuurman & P. Jensen,

Dimensions of maternal behaviour characteristics in domestic and wild × domestic crossbred sows. *Applied Animal Behaviour Science*, 70, 99-114. 2000.

36) 江口祐輔, 猪における色覚能力および個体関係に関する行動学的研究. 麻布大学大学院修士論文. 1995.

37) Laughlin, K., M. Huck & M. Mendl, Disturbance effects of environmental stimuli on pigs' spatial memory. *Applied Animal Behaviour Science*, 64, 169-180. 1999.

38) Mendl, M., H. W. Erhard, M. Haskell, F. Wemelsfelder & A. B. Lawrence, Experience in substrate-enriched and substrate-impooverished environments affects behaviour of pigs in a T-maze task. *Behaviour*, 134, 643-659. 1997.

39) Pedersen, L. J., B. I. Damm & A. G. Kongsted, The influence of adverse or gentle handling procedures on sexual behaviour in fearful and confident sows. *Applied Animal Behaviour Science*, 83, 277-290. 2003.

40) Hall, C. S., Emotional behaviour in the rat: III The relationship between emotionality and ambulatory activity. *Journal of Comparative Psychology*, 22, 345-352. 1936.

41) Archer, J., Tests for emotionality in rat and mice: a review. *Animal Behaviour*, 21, 205-235. 1973.

42) Forkman, B., A. Boissy, M. C. Meunier-Salauun, E. Canali & R. B. Jones, A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behavior*, 92, 340-374. 2007.

43) Boissy, A. & M. F. Bouissou, Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 46, 17-31. 1995.

44) Dantzer, R., P. Mormede, R. M. Bluthé & J. Soissons, The effect of different housing conditions on behavioural and adrenocortical reactions in veal calves. *Reproduction Nutrition Development*, 23, 501-508. 1983.

45) Andersen, I. L., K. E. Bøe, G. Færevik, A. M. Janczak & M. Bakken, Behavioural evaluation of methods for assessing fear responses in weaned pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 69, 227-240. 2000.

- 46) Moberg, G. P. & V. A. Wood, Effect of differential rearing on the behavioral and adrenocortical response of lambs to a novel environment. *Applied Animal Ethology*, 8, 269-279. 1982.
- 47) Seaman, S.C., H. P. B. Davidson & N. K. Waran, How reliable is temperament assessment in the domestic horse (*Equus caballus*)? *Applied Animal Behaviour Science*, 78, 175-191. 2002.
- 48) Lawrence, A. B., M. C. Appleby & H. A. MacLeod, H. A. Measuring hunger in the pig using operant conditioning: the effect of food restriction. *Animal Production*, 47, 131-137. 1988.
- 49) von Borell, E. & J. Ladewig, Relationship between behaviour and adrenocortical response pattern in domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 34, 195-206. 1992.
- 50) Kilgour, R. The open field test as an assessment of the temperament of dairy cows. *Animal Behaviour*, 23, 615-624. 1975.
- 51) Yoshioka, J. G., Learning and skill in the rat. *Journal of Genetic Psychology*, 41, 406-416. 1932.
- 52) de Passillé, A. M., J. Rushen & F. Martin, Interpreting the behaviour of calves in an open field test: a factor analysis. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 201-213. 1995.
- 53) 江口祐輔, 第15章 農作物被害対策—イノシシの被害管理. *日本の哺乳類学 2 中大型哺乳類・霊長類*, 401-426. 東京大学出版会. 東京. 2008.
- 54) Quenette, P. Y. & J. F. Gerard, From individual to collective vigilance in wild boar (*Sus scrofa*). *Canadian Journal of Zoology*, 70, 1632-1635. 1992
- 55) Jansen, J., J. Bolhuis, W. Schouten, B. Spruijt & V. Wiegant, Spatial learning in pigs: Effects of environmental enrichment and individual characteristics on behaviour and performance. *Animal Cognition*, 12, 303-315. 2009.
- 56) Inagawa, K., Radial maze behaviour : From a psychopharmacological point of view. *Japan Journal of Animal Psychology*, 47, 171-177. 1997.
- 57) Arave, C. W., R. C. Lamb, M. J. Arambel, D. Purcell & J. L. Walters, Behavior and

maze learning ability of dairy calves as influenced by housing, sex and sire. *Applied Animal Behaviour Science*, 33, 149-163. 1992.

58) Pollard, J. S., Rats and cats in the closed field test. *Australian Journal of Psychology*, 13, 215-221. 1961.

59) Pollard, J. S. & R. F. V. Lewis, Ferrets do learn mazes. *Journal of Biological Psychology*, 11, 40-43. 1969.

60) Pollard, J. S., M. D. Baldock & R. F. V. Lewis, Learning rate and use of visual information in five animal species. *Australian Journal of Psychology*, 23, 29-34. 1971.

61) De Jong, I. C., I. T. Prella, J. A. Burgwal, E. Lambooi, S. M. Korte & H. J. Blokhuis, Effects of environment enrichment on behavioural responses to novelty, learning and memory and the circadian rhythm in cortisol in growing pigs. *Physiology Behavior*, 68, 571-578. 2000.

62) Pollard, J. S. & H. Sampson, Scoring performance in the closed field test. *Australian Journal of Psychology*, 13, 92-98. 1961.

63) 江口祐輔, イノシンから田畑を守る. 第2刷. 67-70. 社団法人農山漁村文化協会. 2003.

64) Tanida, H. & Y. Nagano, The ability of miniature pigs to discriminate between a stranger and their familiar handler. *Applied Animal Behaviour Science*, 56, 149-159. 1998.

65) 岡市広成, ラットの空間認知について. *動物心理学研究*, 45, 77-86. 1996.

66) Restle, F., Discrimination of cues in mazes: A resolution of the place versus response controversy. *Psychological Review*, 64, 217-228. 1957.

67) Okaichi, H. & Y. Oshima, Choice behavior of hippocampectomized rats in the radial arm maze. *Psychology*, 18, 416-421. 1990.

68) Rioja-Lang, F. C., D. J. Roberts, S. D. Healy & M. J. Haskell, Dairy cows trade-off feed quality with proximity to a dominant individual in Y-maze choice tests. *Applied Animal Behaviour Science*, 117, 159-164. 2009.

69) Laughlin, K. & A. J. Zanella, Influence of weaning age on stress-induced deficits of spatial learning in pigs. In: *Proceedings of the 37th International Congress, ISAE*, 54, 92.

2003.

70) Hammell, D. L., D. D. Kratzer & W. J. Bramble, Avoidance and maze learning in pigs. *Journal of Animal Science*, 40, 573-579. 1975.

71) Morris, R., Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *Journal of Neuroscience Methods*, 11, 47-60. 1984.

72) Czurko, A., B. Czeh, L. Seress, L. Nadel & J. Bures, Severe spatial navigation deficit in the Morris water maze after single high dose of neonatal x-ray irradiation in the rat. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 94, 2766-2771. 1997.

73) Varvel, S.A. & A. H. Lichtman, Evaluation of CB1 receptor knockout mice in the Morris water maze. *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics*, 301, 915-924. 2002.

74) Van Praag, H., B. R. Christie, T. J. Sejnowski & F. H. Gage, Running enhances neurogenesis, learning, and long-term potentiation in mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, 13427-13431. 1999.

75) Cornwell, B. R., L. L. Johnson, T. Holroyd, F. W. Carver & C. Grillon, Human hippocampal and parahippocampal theta during goal-directed spatial navigation predicts performance on a virtual Morris water maze. *Journal of Neuroscience*, 28, 5983-5990. 2008.

76) Hamilton, D. A., I. Driscoll & R. J. Sutherland, Human place learning in a virtual Morris water task: Some important constraints on the flexibility of place navigation. *Behavioural Brain Research*, 129, 159-179. 2002.

77) Janus, C., Search strategies used by APP transgenic mice during navigation in the Morris water maze. *Learning and Memory*, 11, 337-346. 2004.

78) 江口祐輔・喜多あずさ・上田弘則・井上雅央・植竹勝治・田中智夫, 幼齡イノシシにおける水泳行動. *Animal Behaviour and Management*, 45, 77. 2009.

79) 三村耕, 家畜行動学. 4-5. 養賢堂. 1988.

80) 高橋春成, イノシシと人間. 200-220. 古今書院. 2001.