

長期間にわたる準自然場面における ハト (*Columba livia*) の摂食と摂水行動の時系列分析

藤 健 一

Pigeons for All Seasons: Food and Water Intake Behavior in Long-periods
under Natural Daylength and Ambient Temperature in Pigeons (*Columba livia*)

Ken'ichi Fuji

abstract

The present paper describes the experimental and observational researches on the relationships between food and water intake behavior and the natural seasonal cycle of daylength and of temperature. In the first study, an ex post facto study was performed to confirm the relation between pigeons' body weight and ambient temperature. About the body weight of twelve pigeons (6 birds from the indoor aviary and 6 birds from the cage room) and the room temperature, data during the three years and seven months were collected from the logbook of the animal laboratory. The second study examined the relationships between food intake, water intake and ambient temperature using long-term observations in the animal laboratory. The data were collected from two pigeons maintained in the cage room of the animal laboratory. The length of the experiment of two pigeons, one female (PX001) and one male (PX004), were 439 days and 839 days respectively. The third study explored the interaction of food and water intake behavior and seasonal period of the daylength under quasi-natural experiment conditions. A female pigeon (P908) was used. The bird was housed in the experimental box with two response keys, one for food and one for water. The delivery of food and water in the box was determined by the concurrent FR (food) FR (water) schedules of reinforcement. Under closed economy condition, the quantities of daily food intake and water intake of the bird were depended on the bird's responses in the box. Results of 17-month experiment under quasi-natural conditions indicated that the response rates of food were higher in the middle of the daytime than in the morning and the evening. In addition, the shorter daylength, the rates of food intake were higher. Meanwhile the rates of water intake were not affected by the seasonal changes in the length of the daytime.

は じ め に

生物界において、進化の結果として陸上に進出した脊椎動物のうち、内温性の鳥類と哺乳類においては、身体内部の水分を確保維持するための摂水行動と、高い代謝を維持するための摂食行動とを発達させた。これらの摂食行動と摂水行動とは、餌や水分を体内に摂取するという点においては

同様であるが、脊椎動物の進化の過程において摂食行動と摂水行動とがそれぞれ担う事になった機能は異なっている。自然界にある鳥類や哺乳類の摂食行動や摂水行動は、彼らの環境にある諸々の要因によって統制されているが、中でも環境温と環境の明暗の要因が重要である事が、今までの知見の蓄積によってわかっている。鳥類や哺乳類が進化の長い過程において存在した環境要因が、今の鳥類や哺乳類の構造や生理機序を形成し、また摂食や摂水の行動をも形作ったのであろう。その摂食行動や摂水行動を統制する環境温や環境の明暗という環境要因に含まれる重要な刺激属性として、周期性を挙げることができる。

公転する地球の自転軸が 23.4° 傾斜していることから、地上の諸環境に季節周期がもたらされ、生物の活動にとって重要な環境要因である温度や日長時間は、規則的な周期性を示す。環境温の動物に与える影響を示す生理学的指標のひとつとして、代謝率をあげることができる (Calder, 1984)。鳥類や哺乳類といった内温性動物には、まず、環境温の高低にかかわらず一定の代謝率を保つ温度範囲がある。これを熱的中性域というが、その上端を上限臨界温度、下端を下限臨界温度といい、上限臨界温度は体温に等しい。環境温が上限臨界温度よりも高くなるか下限臨界温度よりも低くなると、代謝率は増大する。環境温の低下によってもたらされる代謝率の上昇は、その個体のエネルギー需要の増大に基づくものであり、結果として摂食量の増加と体重の増大とをもたらす。一方、環境温の上昇によってもたらされる代謝率の増大は、発汗やあえぎ呼吸による体温調節によるものであり、これらは個体の水分需要の増大を招き、摂水量の増大となって表れる。

Kendeigh (1970) は、飼育下の鳥が低温ストレス (0℃) に曝されているときは、その代謝率 (existence metabolism) は熱的中性域 (30℃) にあるときに比べて、スズメ目において約 2 倍から 3 倍、スズメ目以外において約 7 倍から 8 倍に上昇することを示した。また、Boix-Hinzen & Lovegrove (1998) は、環境温の変化による代謝率のサーカディアン変動をミドリカマハシ (*Phoeniculus purpureus*) について調べたところ、下限臨界温度以下 (10℃と 20℃) では、個体の活動期 (a 期) と休息期 (p 期) のいずれの時間帯においても熱的中性域 (30℃) に比べて代謝率が上昇することを確かめた。

個体のエネルギー支出と収入とにおいて平衡が保たれる限り、その個体の体重は安定を示す。内温性動物においては、環境温の低下はエネルギー支出を増加させ、環境温の上昇は支出を低下させる。Yamaguchi, Fujita, Obara & Ueda (1981) は、ラットの成長に伴う体重増加と飼育温度との関係を検討した。その結果、高温条件下 (28℃以上) では低温条件のときに比べて体重増加量が少ないこと、摂食量も同様に高温条件下では減少することを見出した。この他の鳥類では、テリムクドリモドキ (*Euphagus cyanocephalus*) の気温と摂食行動 (Verbeek, 1964)、ミヤマシトド (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) の気温と摂食量 (Morton, 1967) について調べられている。

日長時間も動物の諸活動に影響を及ぼす時間的環境条件のひとつであり、生理学、生態学、医学、心理学をはじめとして多くの分野において研究がなされている (例えば、Brown & Graeber, 1982; 井深, 1990; 石田・本間, 2008; Reinberg, 1979 松岡・松岡訳 1985; 富岡・沼田・井上, 2003)。日長時間の変化とフトオハチドリ (*Selasphorus platycercus*) の活動との関係について、約 2 か月半の野外観察を行なった Calder (1975) によれば、フトオハチドリのその日の最初に巣から離れる時刻はほぼ夜明け (MCT; morning civil twilight) 時刻に、またその日の最後に巣に戻る時刻はほぼ日の入時刻に同調するように変化した。また、Daan & Aschoff (1975) は、ズアオアトリ (*Fringilla coelebs*) ほか 5 種類の鳥類と、ツパイ (*Tupaia belangeri*) ほか 3 種類の哺乳類とを対象として、日長時間とその運動反応から

算出された活動時間との関係を、緯度の異なる実験室において調べている。Calder (1976) は、南北への渡りを行なうアカフトオハチドリ (*Selasphrus rufus*) を、中緯度から高緯度における野外観察に基づいてそれぞれ算出した活動時間と日長時間との関係について分析した。その結果、活動時間の長さは、日長時間の 0.82 乗に比例するという結果を得た。一方、Cadée, Piersma & Daan (1996) は、飼育統制下にあるコオバシギ (*Calidris anutus*) について、1 日の明暗周期を LD12:12 に固定して日長時間の年周期を統制したところ、自然の日長時間の年周期下であれば出現する年 2 回の体重増加 (春と秋) が消失して、体重の年周期リズムが消失したことを報告している。

この研究の目指すところ

摂食行動や摂水行動を統制する環境要因が長い周期を持つ場合、その環境要因と行動との関係を分析しようとするとき、その周期成分を含む実験条件を設定することが、変数間の関係を調べるに当たって必要となる。いわば、自然環境下にある個体、例えばハトの行動と日長時間や環境温の季節周期との関係を知ろうとする時、空間的特性は人工的に設定された実験箱であるが、そこで調べようとする環境要因の日長時間については自然光の採光により、また環境温については室温の非統制によって、環境要因の時間的特性すなわち周期については非統制、つまり自然の周期性の直接的再現が可能となる実験場面を設計した。今回の実験場面は、空間的には実験箱という人工的環境であるが、時間的には自然の随伴性が維持されているという意味で、準自然場面といえることができる。

長期にわたる周期成分をふくむ環境要因と行動との関係について、短期間の 1 回限りの実験結果からは、意味のある一般化はほとんど期待できない。摂食行動と摂水行動で影響をもつ自然環境要因が長い周期を有しているのであれば、その周期を含む実験条件の設定と、その結果の行動データの分析によって初めて、摂食行動と摂水行動の諸特性を明らかにすることができる。すなわち、これらは摂食行動や摂水行動を解明するために立案される、ひとつの実験デザインである。

そこで筆者が動物実験室で用いたハトを対象とした多くの研究を、本稿では以下のように構成することとした。まず最初に、長期にわたる環境温変動と体重変動との関係について、動物行動研究室の実験室日誌の記録に基づいて行った事後分析について述べる。次に、毎日の給餌量、給水量が統制されている 2 羽のハトを用いて、その毎日の摂食量、摂水量および体重の、長期にわたる時間的周期性を検討した実験観察について述べる。最後に、準自然場面となるようなオペラント実験箱を用いて、被験体である 1 羽のハトの毎日の摂食反応と摂水反応について、またそれらの摂食量や摂水量、反応を自発する活動時間などを測定した長期連続実験について述べる。

環境温度の季節変動とハトの体重変動

環境温度の季節変動

飼育環境条件 本稿で報告する行動研究に用いたハト (*Columba livia*) は、立命館大学文学部動物実験施設である集団飼育室あるいは個別ケージで飼育されていた。集団飼育室 (1.6 mW × 2.1 mD × 2.3 mH) では、1 日 1 回、給餌と給水を行なった。給餌には市販のハト用混合飼料 (3.59 kcal/g、ペッ

ツ石橋製)を用いて、1羽あたりの給餌量が約20gとなるように、平容器で給餌した。給水は、床面に置いた給水器1台で行なった。室温は空調により調整したが、四季を通じておよそ15℃から30℃の範囲に収まった。湿度は統制しなかったが、相対湿度はおよそ30%から70%の範囲であった。集団飼育室には自然採光窓があったが、室内の照明時間を06:00–18:00とした。個別ケージ(34cm W × 34cm D × 40cm H)は、個別飼育室(3.5m W × 5.2m D × 2.3m H)に設置された一方向気流方式動物飼育装置(アニコンラック、(株)精研製)内に設置された金網製のケージで、餌と鉱物質の供給及び給水を、個別ケージ内の給餌箱と給水栓とで行った。この給水栓は、ハトが嘴で給水ノズルを突つくと水が吐出(約2.8 ml/s)する仕組みになっていた。室温は空調により統制したが、年間を通じておよそ20℃から25℃の範囲にあった。湿度は統制せず、相対湿度はおよそ25%から75%の範囲にあった。個別飼育室にも自然採光窓があったが、室内の照明時間(06:00–18:00)はタイマーにより制御した。分析に用いたデータは、いずれも立命館大学文学部動物行動研究室の実験室日誌記載の各項目の値であり、これらに基づいて事後分析を行った。

外気温、集団飼育室および個別ケージの温度の季節変動

Figure 1に、温度データを示した。測定日数は、3年7か月間(2000年9月2日から2004年4月10日まで)に渡って測定した142日間(個別ケージのみ123日)であった。集団飼育室および個別ケージの温度は、外気温の周期的変化に同期して変化した。外気温の全平均温度は16.3℃(標準偏差8.25)であり、平均最高気温は30.3℃、平均最低気温は3.8℃であった。集団飼育室の全平均温度は22.9℃(4.19)であり、平均最高気温は31.3℃、平均最低気温は16.3℃であった。また、個別ケージの全平均温度は21.5℃(3.20)であり、平均最高温度は27.3℃、平均最低温度は16.0℃であった。外気温の最低気温日から次の最高気温日までの平均所要日数は208日、また最高気温日から次の最低気温日までの平均所要日数は157日であった。冬から夏にかけての温度上昇の平均温度変化率を求めると+0.13℃/d、同様に夏から冬にかけての温度降下の平均温度変化率を求めると-0.17℃/dとなった。外気温が5℃上昇するには約47日間かかったのに対して、5℃下降するには約30日間と、時間的な非対称を示した。

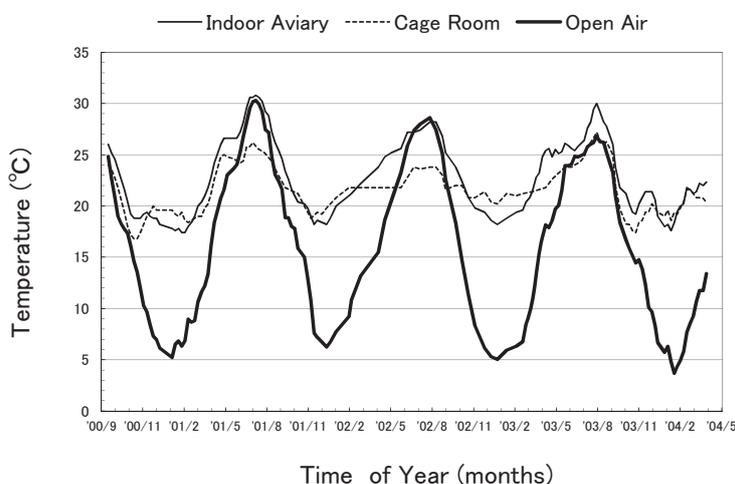


Figure 1. Seasonal changes of temperature of the indoor aviary, of the cage room and of the open air from September 2000 to April 2004.

環境温度と体重

集団飼育室と個別ケージにおける各ハトの体重変化を、Figure 2 と Figure 3 に示した。この観察期間中の集団飼育室の平均室温は 23.1 °C (3.94)、最高室温が 31 °C、最低室温が 15 °C であった。個別飼育室の平均室温は 22.1 °C (2.41)、最高室温が 28 °C、最低室温が 16 °C であった。集団飼育室および個別ケージのハトのいずれにおいても、環境温度の上昇に伴って体重が減少し、環境温度の下降に伴って体重が増加した。

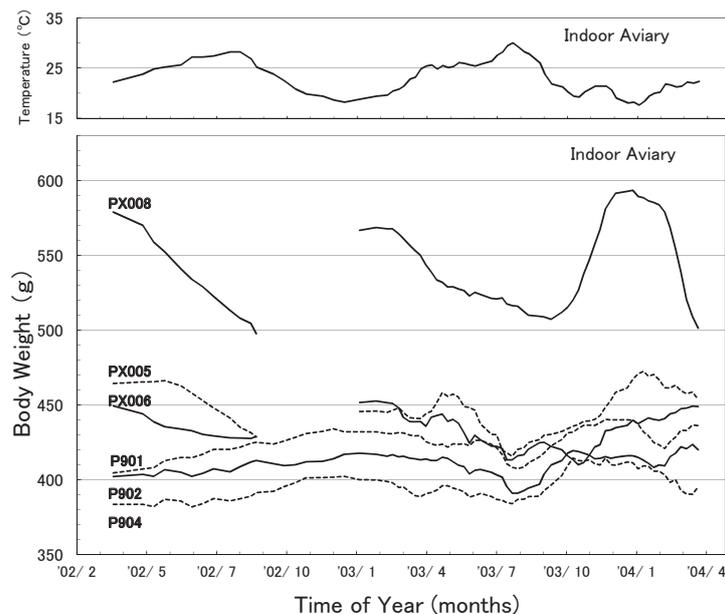


Figure 2. Seasonal changes of body weight of six pigeons being kept in the indoor aviary from March 2002 to March 2004. No data were available for PX005, PX006 and PX008 from August 2002 to January 2003 because of the experiment participation.

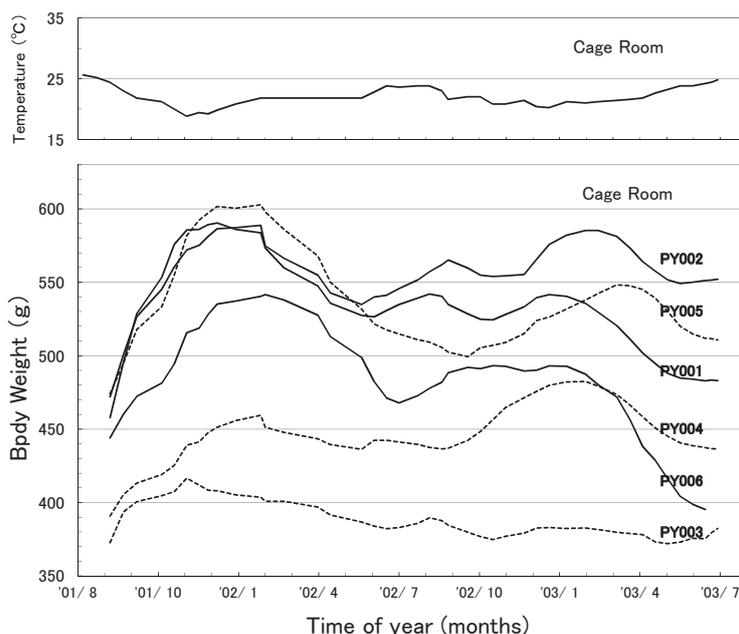


Figure 3. Seasonal changes of body weight of six pigeons being kept in the cage room from September 2001 to June 2003.

個体のサイズと体重～環境温度関係

Figure 2 と Figure 3 のデータに基づき、室温と体重の関係を Figure 4 に示した。集団飼育室および個別ケージのいずれの個体も、環境温度の上昇に伴って体重は減少した。さらに、Figure 5 に温度変化に対する体重変化の割合の指標である、温度変化 1 °C あたり (°C) 単位体重あたり (g) 体重変化率 ($\Delta g \cdot g^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$) と各個体のサイズ (平均体重) との関係を、飼育様態別に示した。Figure 5 から、室温の季節変化の少ない個別飼育の方が、温度上昇に伴う相対体重減少率の大きいことがわかる。ちなみに、スズメ目の温度と体重との関係に関する古典的野外観察研究である Baldwin & Kendeigh (1938) にあるデータ、Table 7 に基づいて同値を計算したところ、体重が 20 g から 30 g のスズメ目において -0.003 から -0.006 を得たが、この値はすなわち 1 °C の温度上昇により、体重の 0.3 % から 0.6 % 相当の体重が減少することを意味している。この値は、スズメ目の約 20 ~ 30 倍の体重に相当する今回のハト (集団飼育室) の値 (-0.002 から -0.007) の範囲と重なっていた。このことから本報告における集団飼育場面は、個体の摂食環境や環境温度変化という点では、自然場面

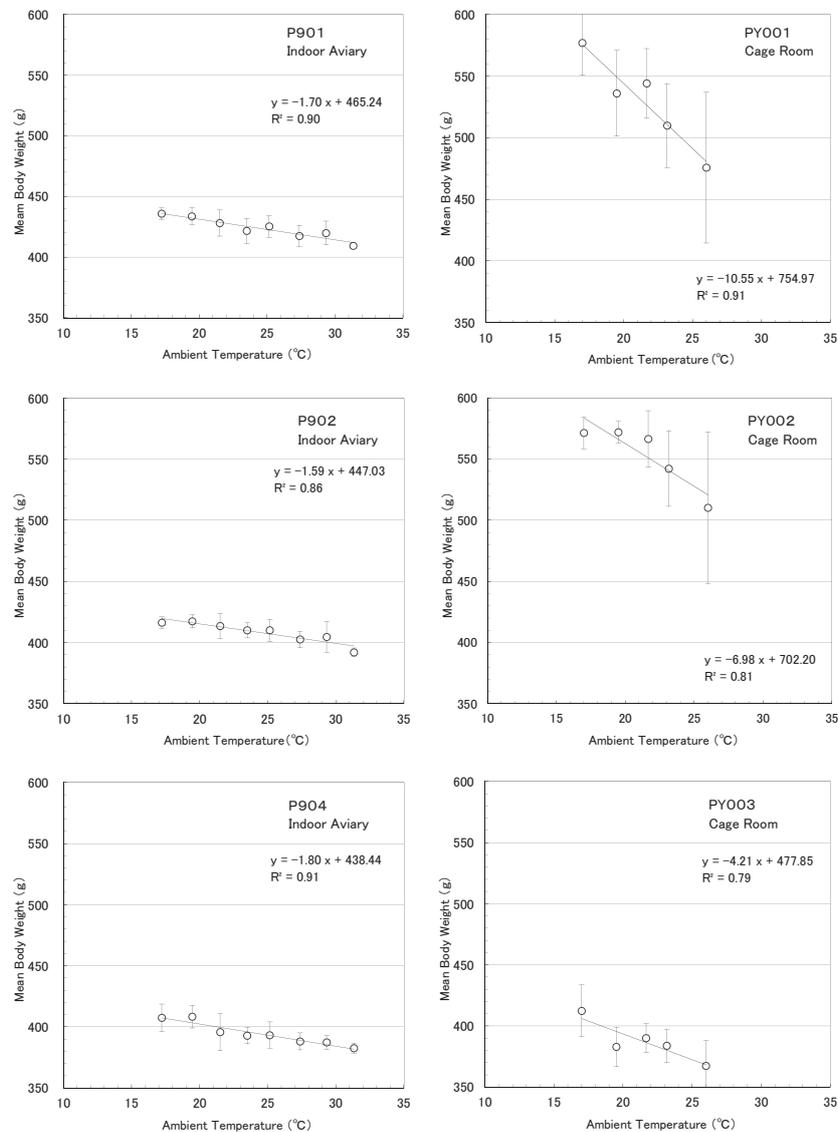


Figure 4. The relationship between mean body weight and ambient temperature. Left and right panels show the indoor aviary and the cage room, respectively.

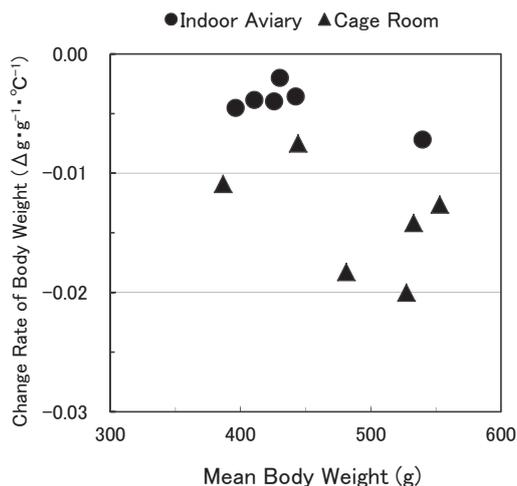


Figure 5. Change rate of body weight of pigeons in relation to mean body weight.

とほぼ同等の条件を提供していたと見做すことができるであろう。

なお、Figure 2 と Figure 3 から、集団飼育室の個体よりも個別ケージの個体において、体重の季節変動が大きいように思われたのでこれを確認するため、同一個体で両飼育場面の体重データのある別の4羽について分析したところ、同様の結果が得られた。これについては、集団飼育場面の個体の1日あたり摂食量は、共食場面にある他個体の存在によって制約を受けること（藤, 2011a）、集団飼育室の室温の季節変動が個別飼育室よりも大きいことと関係するものと思われるが、その関係については不明である。

ハト個体の体重、摂食量、摂水量の長期間にわたる時間的変動の分析

食物摂取率と代謝率 動物が摂取する食物は、その個体の細胞の生成や代謝の維持の糧となる。Peters (1983) は、Farlow (1976) のデータに基づいて草食動物と肉食動物の食物摂取率 (ingestion rate) と体のサイズとの関係を再分析した結果、食物の摂取率 (Watt) は体重 (kg) の 0.70 乗に比例すること、草食動物と肉食動物とに違いが認められなかったこと、外温性動物の体重指数 (0.82) とほぼ同じであることを示した。さらに、この食物摂取率 (Watt) が安静時の代謝率 (Watt) の何倍に相当するかを求めたところ、この比率は体重の大小に関係なく一定であり、内温性動物では約 2.6 倍、外温性動物では約 4 倍と外温性動物がやや高かった。給餌や摂食制限が体重変動に及ぼす影響については多くの研究がなされており（例えば、Fábry, 1967）、給餌と絶食という摂食時間配分パターンも個体の体重変動を左右する要因のひとつである。古くはハトやヒヨコについての間歇的絶食の影響を、Seeland (1887) が調べている。約 3 か月間にわたる実験の結果、定常的給餌スケジュールのハトの平均体重増加率が約 16 %であったのに対し、間歇的絶食を伴ったハトの増加率は約 22 %と上回った。

水分流動 個体が一定の体重を維持している場合、その個体の水分経済 (water economy) においては、水分流出 (water efflux) と水分流入 (water influx) とは等しくなり、水分平衡が保たれる。水分流出の内訳は蒸発と排泄であり、水分流入の内訳は摂水、食物に含まれている水分、摂食した食物

を消化した結果生ずる代謝水である。鳥類においても哺乳類においても、その体重の約 60 % 相当が体水分である (Calder, 1984; Calder & Braun, 1983; Walter & Hughes, 1978)。個体内での水分流動 (water flux) については、体水分を重水素水ないしは三重水素水を用いた標識化によって、実験室場面のみならず野外場面における鳥類の水分摂取についての知見を蓄積することができた。例えば、ケージ内飼育場面 (Degen, Pinshow & Alkon, 1982)、野外場面 (Weathers & Nagy, 1984)、砂漠地帯と非砂漠地帯の鳥 (Tieleman & Williams, 2000; Williams, Withers, Bradshaw & Nagy, 1991) などがある。水分流動と体のサイズとの関係を動物の分類群と棲息地とに基づいて分析した例として、Nagy & Paterson (1988) の研究がある。摂水による水分摂取については、ナゲキバト (*Zenaidura macroura*) の体重維持に必要な 1 日あたりの最低摂水量は体重の約 7 % 相当であること (MacMillen, 1962) や、1 日あたりの摂水量が体のサイズの約 0.7 乗に比例すること (Pinshow, Degen & Alkon, 1983; Calder, 1984) が示されている。また、Bartholomew & Cade (1963) は、砂漠の鳥の水分経済の生態学的様相について分析した。これらの諸式をまとめて、Table 1 に示した。水環境にかかわる個体の諸活動が、その体のサイズの違いによってどのように変化するかを、一例として 100 g と 1000 g の鳥について計算すると次のようになる (計算式には、Walter & Hughes (1978) を用いた)。全体水分量 (TBW) が体重に占める割合は、100 g の鳥で 59.7 ml、1000 g の鳥で 610.8 ml となり、それぞれ体重の約 60 % と差はないが、1 日の水分流入量は 100 g の鳥で 12.6 ml/d、1000 g の鳥で 70.8 ml/d となる。体重が 10 倍となっても水分流入量は 5.6 倍にとどまっていることから、体のサイズの大きな方が水の消

Table 1. Water economy and body size in birds.

Component	Reference
Total body water volume	
$TBW_{(ml)} = 0.57 m_b^{1.01} (g)$	Walter & Hughes (1978)
$TBW_{(ml)} = 0.603 m_b^{1.01} (g)$	Calder & Braun (1983)
Water flux	
$W_{flux (ml/d)} = 1.233 m_b^{0.596} (g)$ cage	Degan, Pinshow & Alkon (1982)
$W_{flux (ml/d)} = 0.873 m_b^{0.694} (g)$ cage	Nagy & Peterson (1988)
$W_{flux (ml/d)} = 1.371 m_b^{0.694} (g)$ field	Nagy & Peterson (1988)
$W_{flux (ml/d)} = 1.832 m_b^{0.724} (g)$ nondesert	Tieleman & Williams (2000)
$W_{flux (ml/d)} = 0.63 m_b^{0.617} (g)$ desert	Williams, Withers, Bradshaw & Nagy (1991)
$W_{flux (ml/d)} = 0.748 m_b^{0.724} (g)$ desert	Tieleman & Williams (2000)
Drinking	
$W_{H_2O (ml/d)} = 0.651 m_b^{0.745} (g)$ cage	Pinshow, Degan & Alkon (1983)
$W_{H_2O (ml/d)} = 59.0 M_b^{0.67} (kg)$	Calder (1984)

費量からすると節水型であることがわかる。この全体水分量を1日あたりの水分流入量で除した値を水分回転率 (water turnover rate) といい、1日に全体水分量の入替わる割合を表す。100 gの鳥では21 % /d、1000 gの鳥では12 % /dとなる。全体水分量の全てが入替わるのに要する時間 (日) は、水分回転率の逆数で求められ、それぞれ4.7日と8.6日となる。すなわち、仮に水環境に急激な変化、例えば早魓が生じて水分補給が出来なくなった場合、大型に比べて小型の動物は、探索して入手しなければならない水分量は少なく済むものの、探索に残された時間的な余裕も少ないことを示している (Calder, 1984)。なお、ハトの飲水反応様式については Zweers (1982) が X線撮影法を用いて分析した結果、両吸い込みポンプ (double-suction pump) 方式に相当することがわかった。

体重の季節変動は、摂食・摂水行動の行動所産の季節変動と捉えることができる。そこで、ハトの個体レベルにおける長期にわたる毎日の体重、摂食量、摂水量の変動について、観察データに基づいて時間的に分析した。

方 法

被験体 2羽のデンシヨバト (PX004 (♂)、PX002 (♀)) を用いた。実験開始時のハトの推定年齢は、PX004が5歳、PX002が5歳であった。**給餌量・給水量条件** 給餌量は1日36gであった。給水量はPX004が1日27 ml、PX001が36 mlであった。それぞれの給水量は、各被験体の自由摂水条件での平均摂水量に等しい給水量であり、これを100%給水条件とした。この100%給水条件は、別の実験目的に応じて設定された (例えば、藤 (2007))。1日あたりの摂食量と摂水量は、測定当日の餌と水の残量と、こぼした餌量及び水の蒸発量に基づいて算出した。室温調節および室内照明周期は、既述の個別飼育室の環境統制条件に従った。

結 果 と 考 察

PX004 (♂)

観察期間 2004年9月18日から2007年1月4日までの839日間であった。Figure 6に、PX004の100%給水条件 (自由摂食+100%給水) での体重、摂食量及び摂水量の変化を示した。なお、周期性の分析には自己相関係数や交差相関係数を用いたが、本稿では算出された周期成分の有意性判定の基準として、 $\alpha = 0.05$ とした場合の信頼限界 ($\pm 1.96 / n^{1/2}$) を用いた (富岡・沼田・井上, 2003)。

室温 (T_a) 観察期間の平均室温は、22.0 °C (1.98) であった。この期間の個別飼育室の室温変動には、外気温変動に同調するような明瞭な周期性はなかった。

摂食量 (W_f) 観察期間の平均摂食量は、17.4 g (4.90) であった。2005年1月の平均が20.3 g (4.42)、4月の平均が13.3 g (2.88)、8月の平均が21.2 g (3.07) であった。この8月以降の摂食量は、増減を繰り返しながら全体的に減少していった。一方、図の視察から毎日の摂食量については比較的短い周期性があったため、摂食量の移動平均値 (15日) とその日の摂食量との差の時系列を求めた。この時系列について自己相関係数を計算したところ、Figure 7に示したような摂食量変動の18日周期 ($r_{18} = 0.114$) を見いだした。

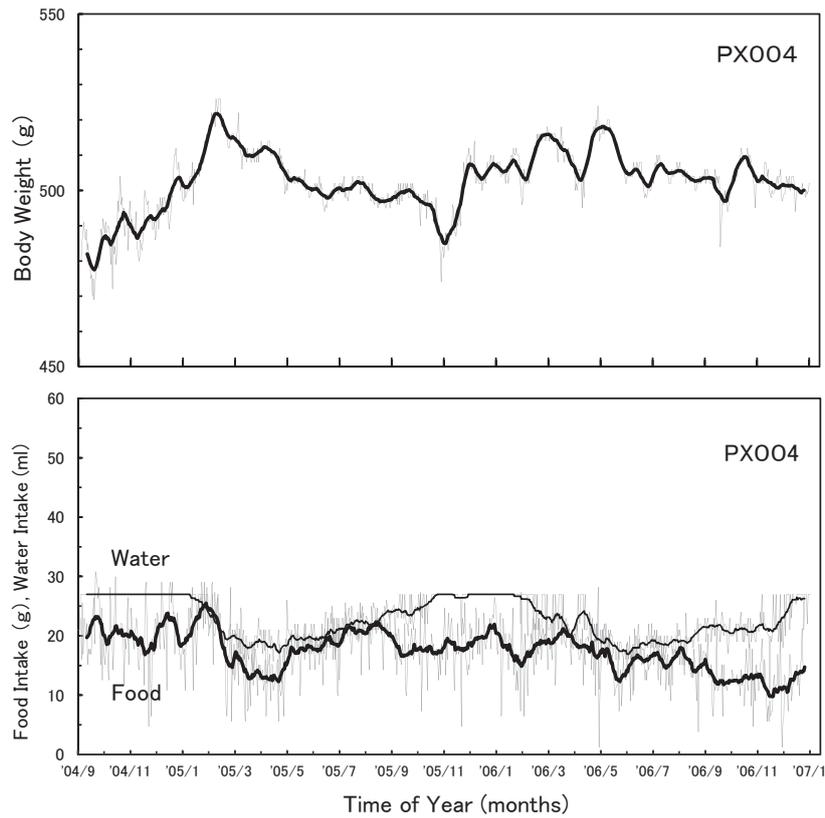


Figure 6. Seasonal changes of body weight (top panel) and of food or water intake (bottom panel) in a male pigeon (PX004).

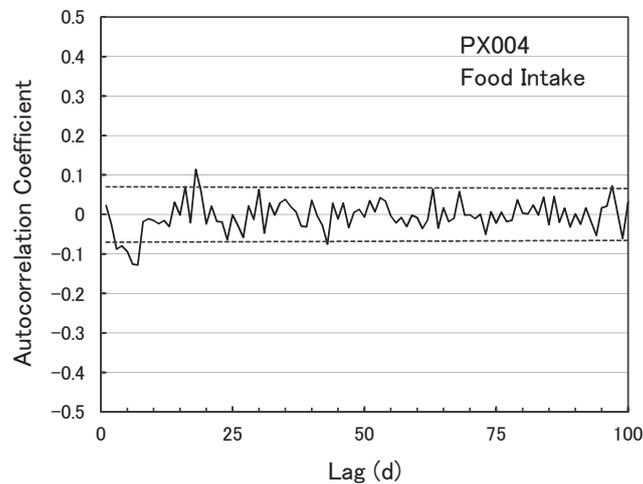


Figure 7. The autocorrelation coefficient of food intake of a male pigeon (PX004). Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

摂水量 (W_{H_2O}) 観察期間の平均摂水量は、22.9 ml (4.90) であった。およそ10月から翌年の1月の期間では、一貫して給水量全量の27 mlを摂水した。一方、摂水量の低下は5月ないしは6月において観察され、18.8 ml (2005年5月の平均摂水量)、および17.8 ml (2006年6月の平均摂水量) であった。摂水量の平均周期は400日となり、1年よりも長かった。

体重 (W_b) 観察期間の平均体重は、502.6 g (9.05) であった。秋季から春季にかけての体重増加と春季から秋季にかけての体重減少とが観察された。ただし、観察の後半期間における体重変動は前半

期間ほどは明瞭ではなく、これは摂食量の全体的減少と対応しているものと考えられる。毎日の体重変動の周期性については、毎日の体重値と体重の移動平均値（15日）との差をとった時系列について自己相関分析を行ったところ、Figure 8 に示すように16日周期 ($r_{16} = 0.097$) を見いだした。

室温 (T_a) 変動に伴う摂食量 (W_f) 変動 室温と摂食量のそれぞれの変動の同期性を調べるために、室温を先行指標として交差相関分析を行なった。それぞれ毎日の測定値と移動平均値（15日）との差の時系列を用いて交差相関を分析したところ、室温の先行1日で摂食量との間に $r_1 = -0.163$ の負の相関を得た。このことは、平均よりも高い室温だった翌日の摂食量は減少し、低い室温だった翌日の摂食量は増大する関係にあることを示している。

摂水量 (W_{H_2O}) 変動に伴う摂食量 (W_f) 変動 摂水量を先行指標として摂食量との変動の同期性を、交差相関により分析した。摂水量に増減のあった2005年2月から10月について、それぞれ移動平均値（15日）との差の時系列を用いて分析したところ、Figure 9 に示したとおり、摂水量の先行0

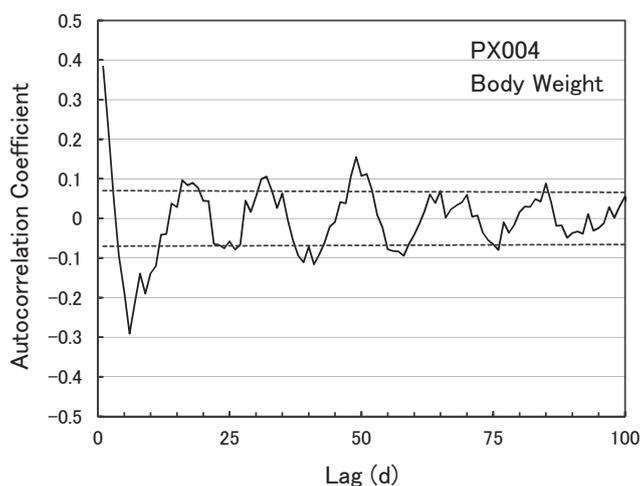


Figure 8. The autocorrelation coefficient of body weight of a male pigeon (PX004). Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

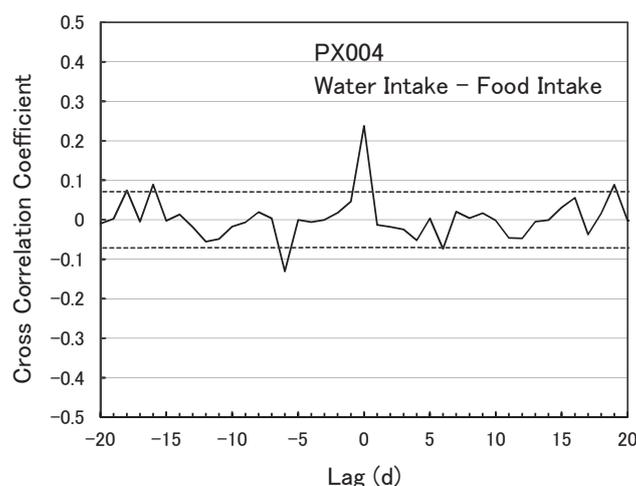


Figure 9. The cross correlation coefficient between water intake and food intake at several lags in days. Time series of food intake lagged behind the time series of water intake by unit of day. The maximum cross correlation between food intake and water intake occurred at a lag of 0 day. Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

日で摂食量との間に $r_0 = 0.238$ を得た。このことから、PX004 は当日の摂水量と摂食量とを同期して増減していたことがわかった。

摂食量 (W_f) 変動に伴う体重 (W_b) 変動 摂食量を先行指標として体重との交差相関を全期間を対象として分析した。それぞれの移動平均値 (15日) との差の時系列において、摂食量先行4日において体重との間に正の相関 ($r_4 = 0.137$) があった。その日の体重増減は先行する約4日間の摂食量の増減に対応した関係のあることを示している。

PX001 (♀)

観察期間 2004年9月18日から2005年11月30日までの439日間であった。Figure 10 にPX001の100%給水条件での体重、摂食量及び摂水量の変化を示した。PX001においては、観察期間中に産卵が観察された。1回の産卵は約2日間で2個の卵を産み、PX001のこの期間を含む産卵記録(計47個)に基づいて算出された平均卵重は、20.2 g (0.79) であった。なお、100%給水条件に先立って観察された自由摂水条件の産卵数は8個、産卵間隔の中央値は14日であった。一方、100%給水条件での産卵数は27個、産卵間隔は21日であった。

室温 (T_a) 観察期間の平均室温は22.1℃ (1.95) であり、外気温の変動に伴った室温の明瞭な周期はなかった。

摂食量 (W_f) 観察期間の平均摂食量は、23.9 g (4.01) であった。摂食量の長期的変動には明瞭な季節周期は見られなかった。毎日の摂食量の増減には周期性があったため、移動平均値(15日)とその日の摂食量との差の時系列について自己相関分析を行ったところ、Figure 11 に示したような14日周期 ($r_{14} = 0.148$) の摂食量変動が観察された。

摂水量 (W_{H_2O}) 観察期間の平均摂水量は、32.5 ml (4.22) であった。この値はPX004 (♂) の22.9 ml

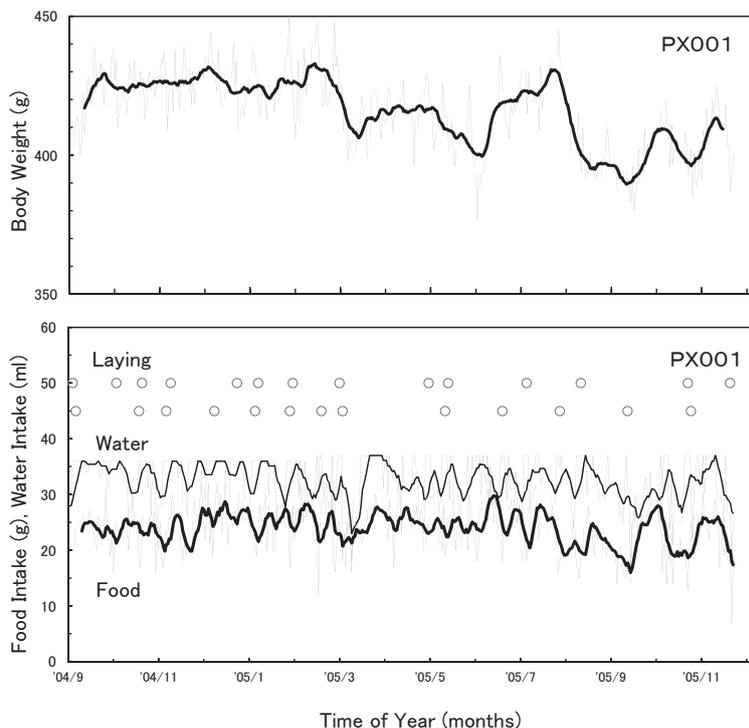


Figure 10. Seasonal changes of body weight (top panel) and of food or water intake (bottom panel) in a female pigeon (PX001). Circles in the bottom panel represent the day on which laying occurred.

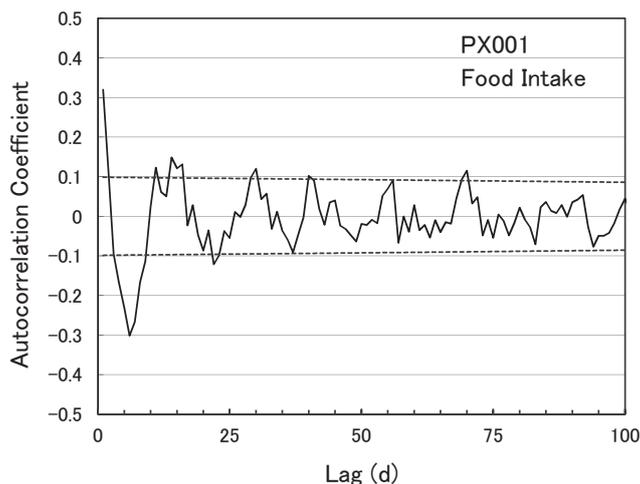


Figure 11. The autocorrelation coefficient of food intake of a female pigeon (PX001). Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

の1.4倍であるが、PX001 (♀) の産卵に伴う摂水量水準の上昇によるものと考えられる。摂水量の長期的変動には明瞭な季節周期は生じなかったが、移動平均値 (15日) とその日の摂水量との差の時系列についての自己相関係数は、Figure 12のように15日周期 ($r_{15} = 0.147$) を示した。100%給水条件下での産卵周期は約21日と自由摂水条件下での産卵周期 (約14日) の1.5倍に伸長したものの、摂水量の周期は約14日と、自由摂水条件下の産卵周期とほぼ同じ周期を維持した。

体重 (W_b) 観察期間の平均体重は、415.8 g (13.86) であった。明瞭な長期的季節周期はなく、観察期間中の体重は減少傾向にあった。体重の原系列と移動平均値 (15日) との差の時系列について周期を求めたところ、Figure 13に示したように14日周期であった ($r_{14} = 0.146$)。

室温 (T_a) 変動に伴う摂食量 (W_f) 変動 室温を先行指標として、それぞれの移動平均値 (15日) との差の時系列を用いて交差相関を求めたところ、室温の先行1日で負の相関 ($r_1 = -0.182$) と、PX004と同様の結果を得た。

室温 (T_a) 変動に伴う摂水量 (W_{H_2O}) 変動 室温を先行指標として、それぞれの移動平均値 (15日)

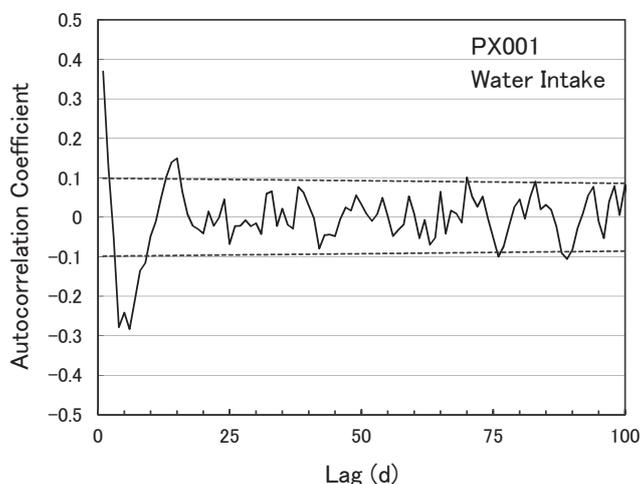


Figure 12. The autocorrelation coefficient of water intake of a female pigeon (PX001). Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

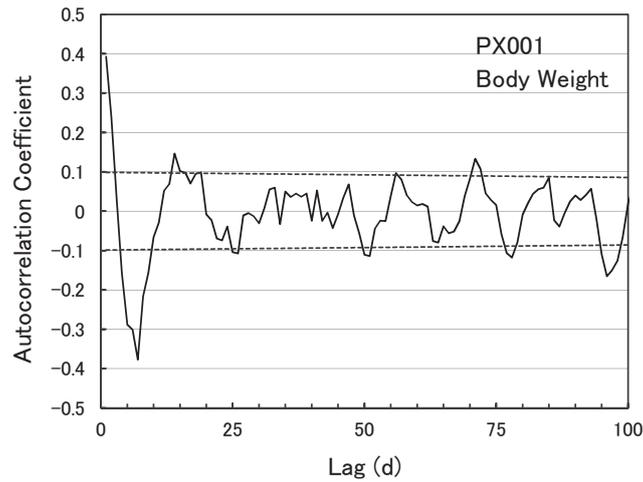


Figure 13. The autocorrelation coefficient of body weight of a female pigeon (PX001). Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

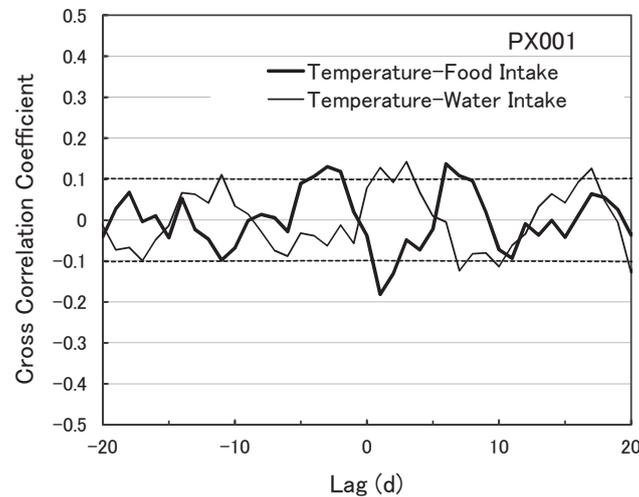


Figure 14. The cross correlation coefficient between food intake and temperature and between water intake and temperature at several lags in days. Time series of food intake and water intake lagged behind the time series of temperature by unit of day. A positive cross correlation was found for water time series lagging one to three days behind temperature, and a negative cross correlation was found for food intake time series lagging one day behind temperature. Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

との差の時系列を用いて交差相関を求めたところ、室温の先行1日で正の相関 ($r_1 = 0.128$) を得た。室温を先行指標とした摂食量、摂水量の交差相関を Figure 14 に示した。

摂水量 (W_{H_2O}) 変動に伴う摂食量 (W_f) 変動 摂水量を先行指標として、それぞれの移動平均値 (15日) との差の時系列について交差相関を求めたところ、摂水量が摂食量に5日先行する正の相関 ($r_5 = 0.347$) を得たが、先行0日で正の相関を示した PX004 とは異なる結果を示した。これを、Figure 15 に示した。

PX001 と PX004 のまとめ

まとめを Table 2 に、PX001 と PX004 の時系列分析の結果を示した。まず、自由摂食と自由摂水

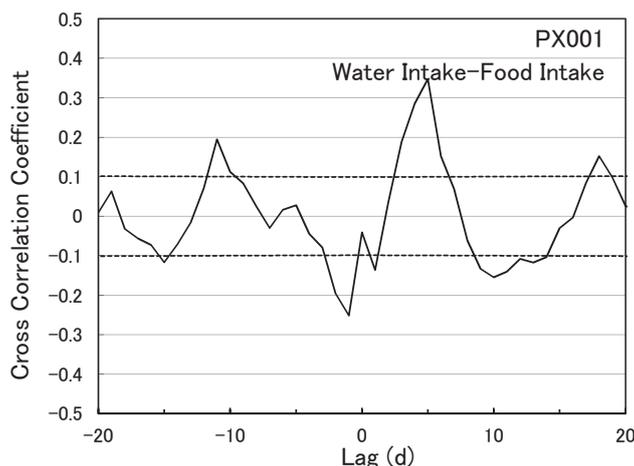


Figure 15. The cross correlation coefficient between water intake and food intake at several lags in days. Time series of food intake lagged behind the time series of water intake by unit of day. The maximum cross correlation between food intake and water intake occurred at a lag of five days. Dotted lines represent the significance limits (two standard errors from zero).

Table 2. Cycle times of food and water intake in two pigeons (PX004 and PX001) being kept in an individual cage.

	food feeding condition	ad libitum	ad libitum
	water feeding condition	ad libitum	equal to mean water intake (ml/d)
	number of data	51	439
	Cycle time (d)		
PX001 (♀)	Food intake (W_f , g)	13 d ($r_{13} = 0.248$)	14 d ($r_{14} = 0.148$)
	Water intake (W_{H_2O} , ml)	15 d ($r_{15} = 0.351$)	15 d ($r_{15} = 0.147$)
	Body weight (W_b , g)	15 d ($r_{15} = 0.426$)	14 d ($r_{14} = 0.146$)
	Cross-correlation coefficient between Water intake and Food intake	Lag 4 days ($r_4 = 0.337$); W_{H_2O} preceding W_f by 4 days	Lag 5 days ($r_5 = 0.347$); W_{H_2O} preceding W_f by 5 days
	Cross-correlation coefficient between Food intake and Body weight	Lag 5 days ($r_5 = 0.390$); W_f preceding W_b by 5 days	Lag 6 days ($r_6 = 0.278$); W_f preceding W_b by 6 days
	Cross-correlation coefficient between Water intake and Body weight	Lag 4 days ($r_4 = -0.341$); W_{H_2O} preceding W_b by 4 days	Lag 4 days ($r_4 = -0.323$); W_{H_2O} preceding W_b by 4 days
		number of data	51
	Cycle time (d)		
PX004 (♂)	Food intake (W_f , g)	3 d ($r_3 = 0.268$)	18 d ($r_{18} = 0.114$)
	Water intake (W_{H_2O} , ml)	7 d ($r_7 = 0.274$)	7 d ($r_7 = 0.260$)
	Body weight (W_b , g)	none	16 d ($r_{16} = 0.097$)
	Cross-correlation coefficient between Water intake and Food intake	Lag 0 day ($r_0 = 0.610$); W_{H_2O} preceding W_f by 0 day	Lag 0 day ($r_0 = 0.238$); W_{H_2O} preceding W_f by 0 day
	Cross-correlation coefficient between Food intake and Body weight	Lag 6 days ($r_6 = 0.402$); W_f preceding W_b by 6 days	Lag 4 days ($r_4 = 0.137$); W_f preceding W_b by 4 days
	Cross-correlation coefficient between Water intake and Body weight	none	Lag 1 day ($r_1 = 0.226$); W_{H_2O} preceding W_b by 1 day

とが可能な条件下では、メスの PX001 は摂食量、摂水量及び体重の周期は 13 日から 15 日である一方、オスの PX004 は摂食量が 3 日、摂水量が 7 日周期と短く、また体重は明瞭な周期を示さなかった。摂食量と体重との周期のずれ (位相差) は、PX001 と PX004 の 2 羽とも 5 日あるいは 6 日摂食量の増減の周期が体重の周期に先行しており、摂食量増減の 5 日ないし 6 日後に体重が増減した。一方、摂水量と摂食量との周期のずれは、メスの PX001 では摂水量が 4 日摂食量に先行する周期を示したのに対して、オスの PX004 では摂水量と摂食量とは同期して増減した。

摂水条件を制限した 100 % 給水条件下では、メスの PX001 は摂食量、摂水量、体重のいずれの周期も自由摂水条件の場合と同様 14 日から 15 日であり、また摂食量と体重、及び摂水量と摂食量の周期のずれも先行 5 日から 6 日と、自由摂水条件とほぼ同じ位相差を維持した。一方、100% 給水条件下でのオスの PX004 では、摂食量の周期は 18 日と長くなり、また体重の周期は 16 日を示した。摂水量の周期は、自由摂水条件と比較して変化はなかった。摂水量と摂食量、摂食量と体重の周期の位相差もそれぞれ先行 0 日と 4 日となって、自由摂水条件とほぼ同様であった。

オスの PX004 の摂食量周期は摂水量と同期しているのに対して、メスの PX001 では摂水量は自由摂水条件における産卵の周期 (産卵間隔中央値 14 日) と同期していた。摂水量は産卵の直前の 1 日前に急増しており、その時の平均摂水量は 48.9 ml であった。自由摂水条件では約 2 日間で 2 つの卵を産み、その平均卵重は 20.2 g (0.79) であったので、卵の重量相当分の水分を産卵の 1 日前に摂取していることになる。産卵に伴い体重は減少するので、PX001 の摂水量と体重との周期のずれが摂水量先行 4 日で負の相関を示した。この関係は 100 % 給水条件においても維持されており、産卵間隔が 21 日と伸びても摂水周期は自由摂水条件の場合と同様、約 14 日周期に維持されていた。おそらく、産卵期にあるメスのハトの産卵間隔を規定する環境要因のひとつは、その環境が供給できる 1 日あたりの最大給水量である。今回、PX001 の 100 % 給水条件下での最大給水量 36 ml は PX001 の自由摂水条件下での平均最大摂水量 (48.9 ml) の約 74 % に相当した。自由摂水時の産卵間隔日数が産卵から次の産卵までの累積摂水量に規定されると仮定すると約 19 日となり (14 日 \times 1/0.74 より)、PX001 の 100 % 給水条件下での実測産卵間隔 21 日に近い値となった。

自由摂水条件と 100 % 給水条件との違いがもたらす摂水量変化のパターンに、産卵期メスとオスとの違いを検討するため、摂水量の下限の変化に注目した。それぞれの条件における摂水量の第 1 四分位 (Q_1) を求めたところ、メスの PX001 では 28.5 ml (自由摂水条件) と 29.0 ml (100 % 給水条件) であり、ほとんど違いがなかったのに対して、オスの PX004 では 24.5 ml (自由摂水条件) から 20.0 ml (100% 給水条件) へと減少した。中央値の比較においてもほぼ同様の傾向であったことから、オスの PX004 が 100 % 給水条件下では摂水量を全体的に減少させたのに対して、産卵期にあったメスの PX001 は、摂水量の下限を低下させることはなかった。ナゲキバト (*Zenaidura macroura marginella*) の産卵に伴う水分損失については Bartholomew & Dawson (1954) が言及しており、また養鶏場のニワトリの産卵量と摂水量との間に正の相関があることは以前から示されている (Jull, 1949)。また Heywang (1941) は、気温と摂水量、産卵量、体重についての 1 年間にわたるニワトリのデータに基づいて、分析を行なっている。Chapman & Mihai (1972) は、ニワトリの産卵に伴う固有水分流動量、すなわち 1 日あたりの体重あたり摂水量 ($\text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) が、非産卵期の約 1.7 倍に増大することを示した。

今回のハトのデータは、産卵期にあるメスの摂水行動の周期性は固有の周期 (今回は約 14 日) を示して、摂食量周期とは同期しなかった。一方、オスでは摂水量の周期性の変化は観察されず、摂食

量周期と同期して増減することがわかった。このことから、ハトにおける摂水行動の周期性は、性別（厳密には恐らく産卵期にあるメスであるか否か）が重要な要因であると考えられる。

ハトの摂食及び摂水反応と日長時間

鳥類にとっては、日の出と日の入とはその1日の活動の開始と終息の基準となる環境事象として機能していることは、日常の観察からも容易に理解できる。カオジロガン (*Branta leucopsis*) や、マガン (*Anser albifrons*)、カツオドリ (*Sula leucogaster*) やアカアシカツオドリ (*Sula sula*) の1日の摂食行動の時間分布についての観察研究は、いずれも日の出時刻と日の入時刻が基準事象となっていることを示している (Owen, 1972; Ebbenge, Canters & Drent, 1975; Lewis, Schreiber, Daunt, Schenk, Wanless & Hamer, 2004)。ハトを用いた実験室実験において、その1日の明暗周期を LD12:12 と固定した場合の摂食反応の時間分布については、Zeigler, Green & Lehrer (1971) が調べているが、日長時間の季節変化の効果については言及していない。Cope (2003) はその野外観察研究で、カオジロガン (*Branta leucopsis*) が1日の摂食に費やす時間を日長時間の季節変化に応じて伸長させることを示した。カナダ・セントローレンス河のホンケワタガモ (*Somateria mollissima*) の時間配分研究 (Guillemette, 1998) によって、単位時間に占める摂食時間の割合は日長時間の短縮 (冬季) により増加し、伸長 (春季) により低下することが示された。また、Piersma, Brugge, Spaans & Battley (2008) は、渡り鳥であるオバシギ (*Calidris tenuirostris*) について日長時間の季節変化を統制したところ、渡りの直前に観察される体重極大化を伴う高体重期間が長期化することと、体重変動の年周期の位相に遅延が生ずることを示した。

そこで、ハト個体の摂食・摂水行動の時間的特性を解明するために、長期連続24時間実験を行った。ここで述べる実験は、摂水反応コストの操作による摂食及び摂水行動に及ぼす効果を検討するために実施された一連の実験 (藤, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006) の結果の一部である。

方 法

被験体 1羽のデンショバト (P908, ♀) を用いた。実験開始時の体重は398 g、推定年齢は17歳であり、実験期間中の産卵はなかった。**実験条件** 実験装置は、ニワトリ用のアルミニウム製の大型個別ケージ (40 cm × 50 cm × 40 cm; 常磐製) を改造した実験箱を用いた。実験箱は屋上階にある実験室内に設置されており、実験箱内のハトは実験箱の中から屋外の風景を、窓越しに見ることができた。2つの反応キーは、実験室の窓側 (東側) に面した実験箱の格子面の反対側のアルミパネル面 (西側) に設置されており、それぞれのキーの下に餌の提示孔と水の提示孔とがあった。左側のキーに対するキーつき反応を混合飼料提示で強化し、右側のキーに対するキーつき反応を水提示で強化した。餌提示は、1回の強化について0.24 gを餌の提示孔に出し、水提示は1回の強化について水の提示孔の水面を3秒間飲水できる水位に上昇させて、摂水の機会を与えるようにした。餌と水の提示装置はいずれも自作した (藤, 2000)。これを、Figure 16 に示した。

実験中のハトの摂食及び摂水は、自らの反応によって出現する摂食と摂水の機会にのみ限定され

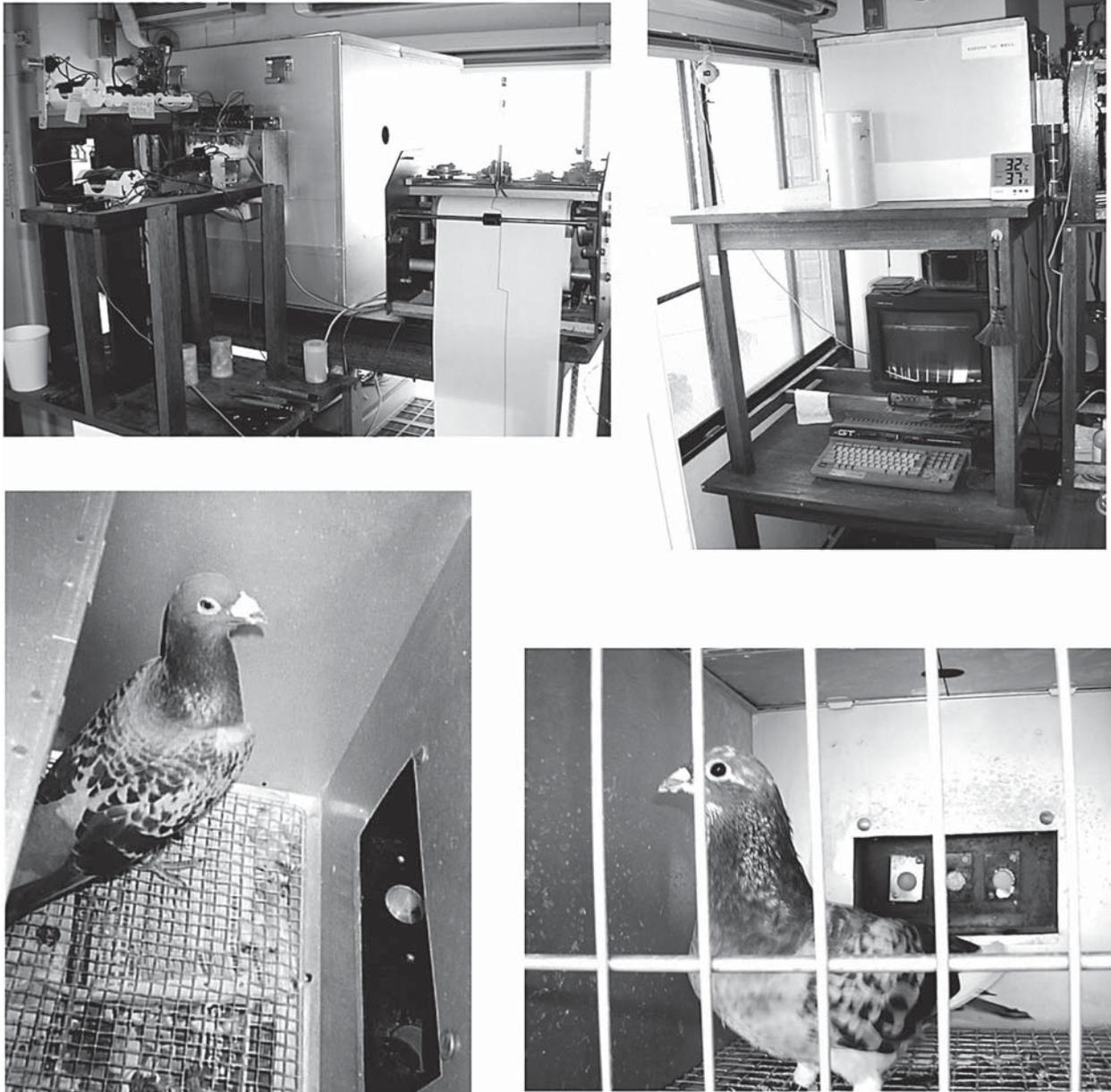


Figure 16. Exterior of the operant box constructed for the experiment (above) and interior of the box viewed from above and front (below).

る封鎖経済型環境で行なわれた。実験室内の照明は自然光のみであり、室温条件も調節を行なわない非統制とした。摂食機会は、餌キーつつき反応を固定比率強化スケジュールのFR50で提示して強化した。摂水機会の提示は、水キーつつき反応を固定比率強化のFR25、FR50、FR100及びFR200のいずれか1つの値を一定期間毎に順次用いて提示し、強化した。今回の実験場面は、それぞれ異なる強化刺激(餌と水)によって維持されたお互いに独立したキーつつき反応からなるマルチオペラント事態であった。摂食および摂水のキーつつき反応の1時間ごとの反応数、反応生起時刻(時間単位)、各種強化刺激の提示は、すべてコンピュータ(MSX-2 Turbo、パナソニック製)で制御と記録を行ない、さらにキーつつき反応は累積記録器によって記録した。毎日の被験体の健康状態の確認と体重測定、前日分のデータ取り出しおよび実験装置の作動点検、室温の記録は、原則として午前9時から10時の間に実施した。この作業の所要時間は、約20分であった。実験期間は、2003年6

月から2004年11月までの約1年5か月間であった。

結果と考察

データ分析の対象期間 全実験期間の中で、日長時間が安定して伸長する期間あるいは短縮する期間のいずれかに相当し、同一の強化スケジュール条件で2か月以上のデータの得られた期間、すなわち2月から5月と8月から11月とを分析対象期間とした。主要な結果を、Table 3に示した。

2月から5月（日長時間の伸長期）の環境条件 期間の長さは79日間であり、設定された強化スケジュールは、並立FR50（餌）FR200（水）スケジュール（conc FR50（F）FR200（W））であった。この期間の京都市における日長時間（日の出時刻から日の入時刻までの時間、 $T_{daylight}$ ）を、理科年表（文部科学省国立天文台，2003）に基づいて計算したところ、日長時間は、655 minから818 minに伸長した。なお同実験期間の朝の天候頻度は、晴が64%、曇が23%、雨が13%であった。この期間における室温（ambient temperature, T_a ）は約15℃から約23℃へと上昇し、室温の変化率は+0.10℃/dであった。室温変化の周期性を自己相関で調べたところ、16日周期を得た。

各種の反応および反応量（2月～5月）

摂食量（ W_f ）と摂水量（ W_{H_2O} ）1日あたり摂食量は、当初は約8gであったが25日めころまでに約13gと増加した。しかし、その後は緩慢に減少して1日あたり摂食量は約10gとなった。一方、1日あたり摂水量は当初は約12mlから15mlを示していたが、摂食量の減少が始まった25日めあたりから、ほぼ同様の経過をたどりながら低下をして、期間の末には約8mlとなった。おそらく、FR200

Table 3. Cycle times and the mean time lag in a female pigeon (P908) under natural photoperiod conditions. Data from February to May 2004 (left column) and from August to November 2004 (right column) are presented.

Month	February to May	August to November
Number of data	79	88
Schedule of reinforcement	conc FR50(Food) FR200(Water)	conc FR50(Food) FR25(Water)
Daylength range ($T_{daylight}$)	655 min – 818 min (+2.06 min/d)	819 min – 639 min (–2.05 min/d)
Room temperature range (T_a)	14.6°C – 22.7°C (+0.10°C/d)	33.1°C – 21.1°C (–0.14°C/d)
Cycle time (d)		
Room temperature (T_a)	16 d ($r_{16} = 0.252$)	22 d ($r_{22} = 0.210$)
Food intake (W_f)	?	31 d ($r_{31} = 0.185$)
Water intake (W_{H_2O})	?	31 d ($r_{31} = 0.194$)
Activity time of Food intake (T_f)	20 d ($r_{20} = 0.222$)	21 d ($r_{21} = 0.192$)
Activity time of Water intake (T_{H_2O})	11 d ($r_{11} = 0.294$)	?
Cross-correlation coefficient between Activity time of Water intake and Activity time of Food intake	Lag 0 day ($r_0 = 0.988$); W_{H_2O} preceding W_f by 0 day	Lag 0 day ($r_0 = 0.983$); W_{H_2O} preceding W_f by 0 day
Mean time lag between First response and Sunrise ($T_{first} - T_{sunrise}$)		
Food intake	31.3 min	3.4 min
Water intake	123.9 min	124.9 min
Mean time lag between last response and Sunset ($T_{last} - T_{sunset}$)		
Food intake	42.8 min	–45.9 min
Water intake	–45.4 min	–29.0 min

(W) という高い摂水コストによって摂水量の低下が生じ、摂水量の減少が摂食量の低下を引き起こしたと考えられる。このことは、多くの先行研究、例えば齧歯類 (Bolles, 1961; Collier, 1969; Kutscher, 1969; Verplanck & Hayes, 1953) や、鳥類 (Cade & Dybas, 1962; Degen, Pinshow, & Shaw, 1984; Ferster & Skinner, 1957; McFarland, 1964; McFarland, 1965a; McFarland, 1965b; McFarland, 1967; McFarland &

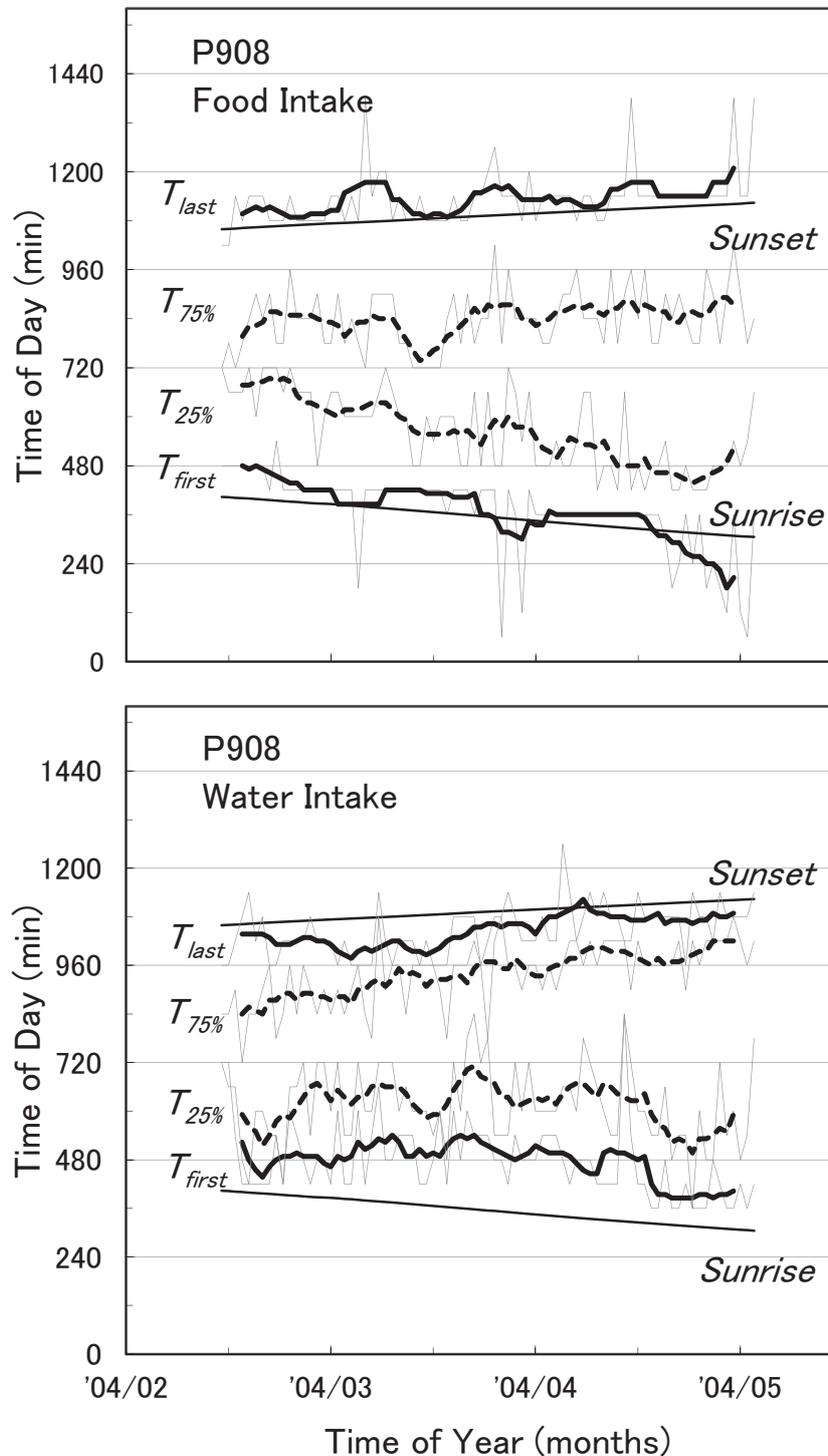


Figure 17. The first and last response times of food intake (top) and of water intake (bottom) for a female pigeon (P908) with almanac sunrise and sunset times from February 2004 to May 2004. Dashed lines indicate the first quartiles (25th of the data) and the third quartiles (75th of the data).

Wright, 1969; Zeigler, Green & Siegel, 1972;) を扱った実験結果と一致している。この期間の摂食量および摂水量には、明確な周期性は見出されなかった。

活動時間 ($T_{activity}$) 1日の初発反応の生じた時刻 (T_{first}) からその日の終発反応の生じた時刻 (T_{last}) までの時間間隔を、ここでは被験体の1日の活動時間 ($T_{activity}$) と定義した。この期間における摂食反応と摂水反応とにおける初発時刻、終発時刻および日の出時刻、日の入時刻との関係を、Figure 17 に示した。Figure 17 から、摂食反応と摂水反応の初発時刻は日の出時刻の変化に、また終発時刻は日の入時刻の変化にほぼ随伴して変化することがわかる。初発時刻と日の出時刻との平均時間差 ($T_{first} - T_{sunrise}$) は、摂食反応において約 31 min であり、摂水反応で約 124 min であった。また、終発時刻と日の入時刻との平均時間差 ($T_{last} - T_{sunset}$) は、摂食反応において約 43 min であり、摂水反応で約 -45 min であった。また、初発反応の時刻が日の出時刻の変化にどれだけ追従するかを表す指標として、初発時刻 (移動平均値) と当日の日の出時刻との差の自乗の合計をデータ数で除した値の平方根 (一般の標準偏差の式の平均値にあたる数値にその日の日の出時刻を用いる) をもって追従量とすると、初発時刻の日の出時刻に対する追従量は、摂食反応において約 83 min であり、摂水反応において約 150 min となった。同様にして終発時刻の日の入時刻に対する追従量を求めると、摂食反応において約 77 min であり、摂水反応において約 72 min であった。これらの2月から5月のデータから P908 の1日の活動を眺めると、まず日の出時刻からやや遅れて摂食反応があり、次いで摂水反応が生じ、日の入時刻の少し前に摂水反応が終了して、日の入時刻をやや過ぎたあたりでその日の摂食反応が終了して1日の活動を終えていた。また、室温と摂食反応の終発時刻との交差相関において、室温先行1日で負の相関 ($r_1 = -0.264$) を得たので、少なくともその日の摂食反応の終了時刻は、前日の室温の高低により修飾されるという関係が推測された。

また、摂食反応の活動時間 (T_p) と摂水反応の活動時間 (T_{H_2O}) の周期性をそれぞれの自己相関で調べたところ、摂食活動時間が20日周期を、摂水活動時間が11日周期を示した。

8月から11月(日長時間の短縮期)の環境条件 設定された強化スケジュールは、並立 FR50 (餌) FR25 (水) スケジュール (conc FR50 (F) FR25 (W)) であり、期間の長さは88日間であった。この期間の日長時間 ($T_{daylight}$) は、819 min から 639 min へと短縮した。同期間の毎日の朝の天候分布は、晴が61%、曇が24%、雨が15%であった。この期間の室温 (T_a) は約 33 °C から約 21 °C へと下降し、室温の変化率は -0.14 °C/d であった。自己相関による室温変化の周期性は、22日周期であった。

各種の反応および反応量 (8月~11月)

摂食量 (W_p) と摂水量 (W_{H_2O}) 1日あたり摂食量は、当初は約 12 g であったが50日めころから増大して約 18 g となった。その後増減をしながら期間の末には約 14 g となった。一方、1日あたり摂水量は当初は約 35 ml であったが、そのまま緩やかに減少を続けて、期間の末に約 16 ml となった。摂水量は室温の下降に対応して減少する傾向を示しており、また摂食量は変動幅を増大させながら増加する傾向を示した。この期間における摂食量と摂水量は、いずれも31日周期を示した。また、摂食量と摂水量との交差相関を用いて同期性を調べたところ、ラグ0において正の相関 ($r_0 = 0.983$) を得たので、同日の摂食量と摂水量は同期して増減していることが分かった。

活動時間 ($T_{activity}$) この期間の摂食反応と摂水反応とにおける初発時刻、終発時刻および日の出時刻、日の入時刻との関係を、Figure 18 に示した。Figure 18 から、摂食反応と摂水反応のいずれにおいても、初発時刻と日の出時刻、終発時刻と日の入時刻とがほぼ対応していることが読み取れる。特

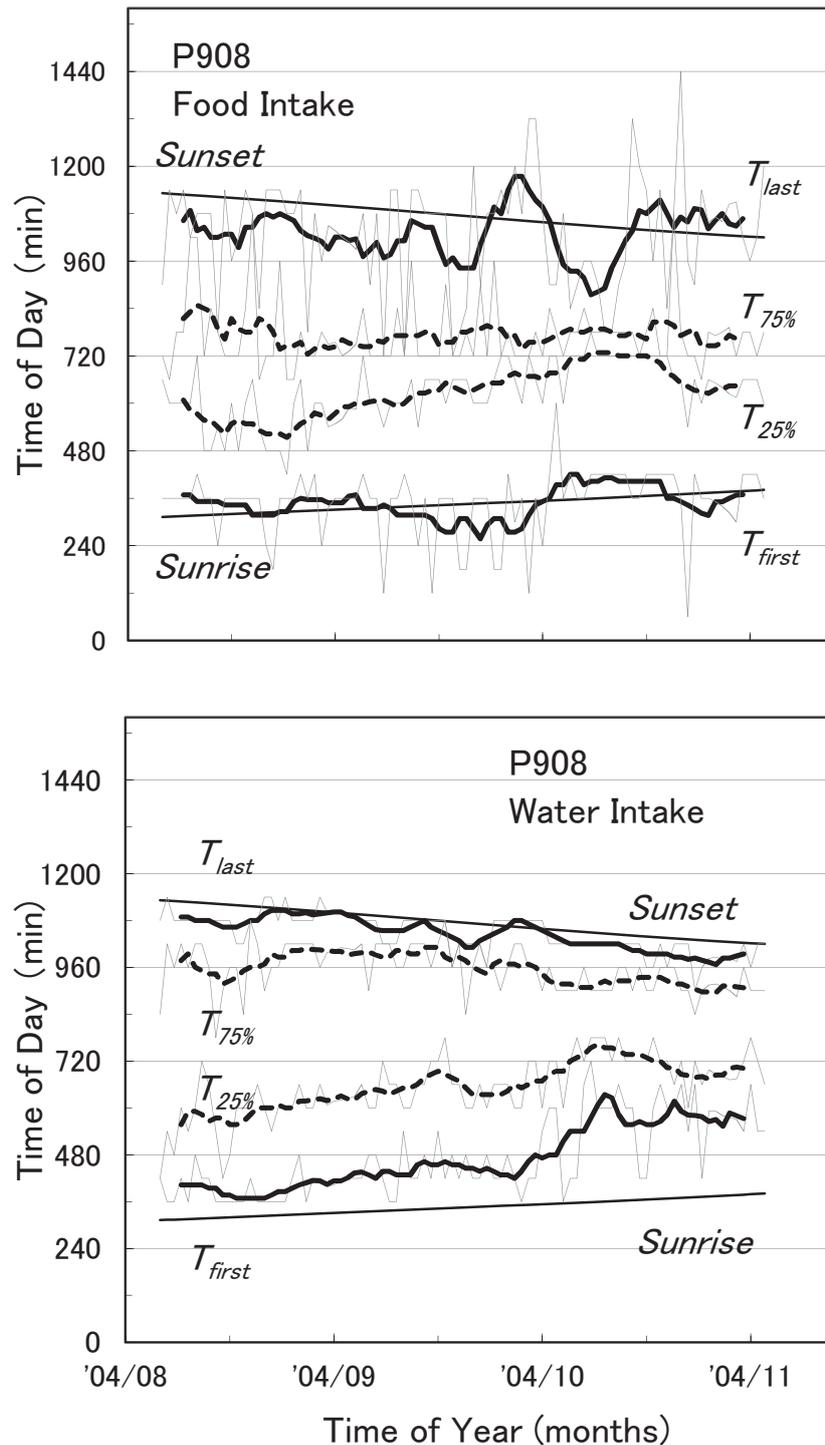


Figure 18. The first and last response times of food intake (top) and of water intake (bottom) for a female pigeon (P908) with almanac sunrise and sunset from August 2004 to November 2004. Dashed lines indicate the first quartiles (25th of the data) and the third quartiles (75th of the data).

に摂水反応においてこの傾向がよりはっきりと示されている。初発時刻と日の出時刻との時間差 ($T_{first} - T_{sunrise}$) と追従量 (括弧内に示す) は、摂食反応において約 4 min (89 min) であり、摂水反応において約 125 min (152 min) であった。終発時刻と日の入時刻との時間差 ($T_{last} - T_{sunset}$) は、摂食反応において約 -46 min (159 min) であり、摂水反応において約 -29 min (46 min) であった。

全体の分析

2月から5月と8月から11月の2つの期間におけるデータを比較すると、摂食および摂水の初発反応時刻はいずれの期間においても、日の出時刻と相前後するというほぼ同様の傾向を示した。一方、終発反応の時刻と日の入時刻との関係においては、摂水反応ではいずれの期間においても日の入時刻よりも早くその日の反応が終了したのに対して、摂食反応の終発時刻は2月から5月においては日の入時刻よりも遅くなり、一方8月から11月においては日の入時刻よりも早くなる傾向が生じ、日の入時刻に対する追従量も大きくなった。これは、それぞれの期間における摂水反応のコストの違い（2月から5月がFR200（W）、8月から11月がFR25（W））によってもたらされた1日の摂食反応の時間配分の違いによるものと考えられる。

そこで、2つの期間で得られたデータに基づいて、以下の値を算出した。まず、1日の活動時間あたり摂食量 ($W_f/T_{f-activity}$ 、単位は g/min) および摂水量 ($W_{H_2O}/T_{H_2O-activity}$ 、単位は ml/min) を求めた。さらに、1日の時刻帯によって存在するかもしれない摂食および摂水速度の変動を調べるために、以下の値を求めた。その日の累積反応数の第1四分位 (25%) から第3四分位 (75%) までの反応に要した時間、すなわちその日の総反応の中央 50% 分の反応を自発するのに要した時間（以下、この値を 50% 反応時間と称する）あたり摂取量（比率強化スケジュールを用いているため、すなわちその日の総摂取量の 50% 量になる）を求めた。それらは、50% 反応時間あたり摂食量 ($W_{50\%f}/T_{f-50\%activity}$ 、単位は g/min) と、50% 反応時間あたり摂水量 ($W_{50\%H_2O}/T_{H_2O-50\%activity}$ 、単位は ml/min) とになる。これを、Figure 19 と Figure 20 に示した。

次に、時間あたり摂取量が1日の時間帯によって変化するかどうかについて検討する指標として、50% 反応時間あたり摂取量を活動時間あたり摂取量で除した値を求めた。すなわち、次の2値が得られる。

$$\text{Activity Ratio food} = (W_{50\%f}/T_{f-50\%activity}) / (W_f/T_{f-activity}) \quad (1)$$

$$\text{Activity Ratio}_{H_2O} = (W_{50\%H_2O}/T_{H_2O-50\%activity}) / (W_{H_2O}/T_{H_2O-activity}) \quad (2)$$

もし初発から終発までの摂取速度がほぼ一定であれば、この比は約1となる。一方、日中の摂取速度が1日の平均摂取速度よりも大きい場合は、この比は1よりも大きくなり、反対に日中の摂取速度が1日の平均摂取速度よりも小さい場合は、この比は1よりも小さくなる。Figure 21 に、この時間あたり摂取速度比と日長時間との関係を示した。摂水反応についてみると、1日の摂水速度比は全期間においてほぼ1か1よりもやや小さい値をとり、日長時間の伸長期（2月から5月、FR200（W））においても、短縮期（8月から11月、FR25（W））においてもほぼ一定であり、それぞれの期間の平均は、0.83と0.89であった。一方、摂食反応についてみると、1日の摂食速度比は全期間においてほぼ1よりも大きく、日長時間が長いと1に近づき、日長時間が短くなると1よりも大きくなった。両期間において比の最大と最小が、2月から5月において1.88から0.94、8月から11月において3.70から1.09であった。このことから、季節変化によって生ずる日長時間の伸長短縮は、摂食行動と摂水行動とに対して異なる関係にあると考えることができる。すなわち、摂食行動についてみると、1日の摂食速度には1日の活動時間帯の中程での増加、すなわち1日の中程で集中して摂食する傾向があった。しかも、この傾向は日長時間の短い時期に一層顕著となった。一方、摂水行動についてみると、1日の摂水速度には1日の時間帯による変化はほとんどなく、終日ほぼ同じペースであるか、1日の中央時間帯の反応が減少する傾向を維持した。そして、この傾向は日長時間の伸縮による影響を受けなかった。

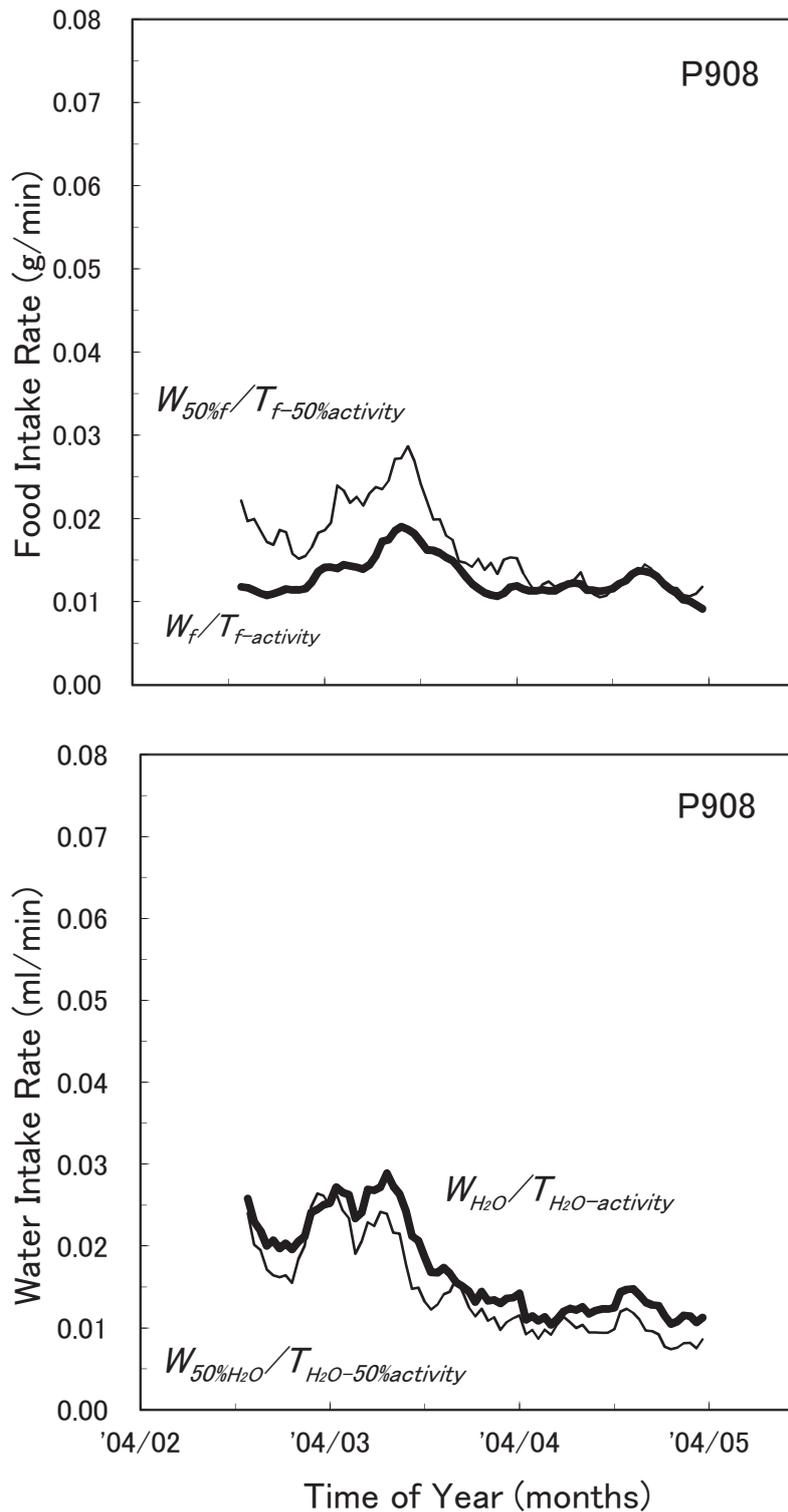


Figure 19. Food intake rate (top) and water intake rate (bottom) correlated with time of year (months) for a female pigeon (P908) from February 2004 to May 2004.

本稿で紹介した、これまで筆者の行った実験は、日長時間の伸縮も、室温調整も非統制の自然条件下で行われた。日長時間や環境温のそれぞれと、摂食・摂水行動との関係、あるいはこれらの交互作用を調べるためには、日長時間や環境温の環境要因の実験的操作が欠かせない。これについて筆者は、環境温周期を操作して日長時間-環境温の位相関係を崩した人工的季節周期の下での 595

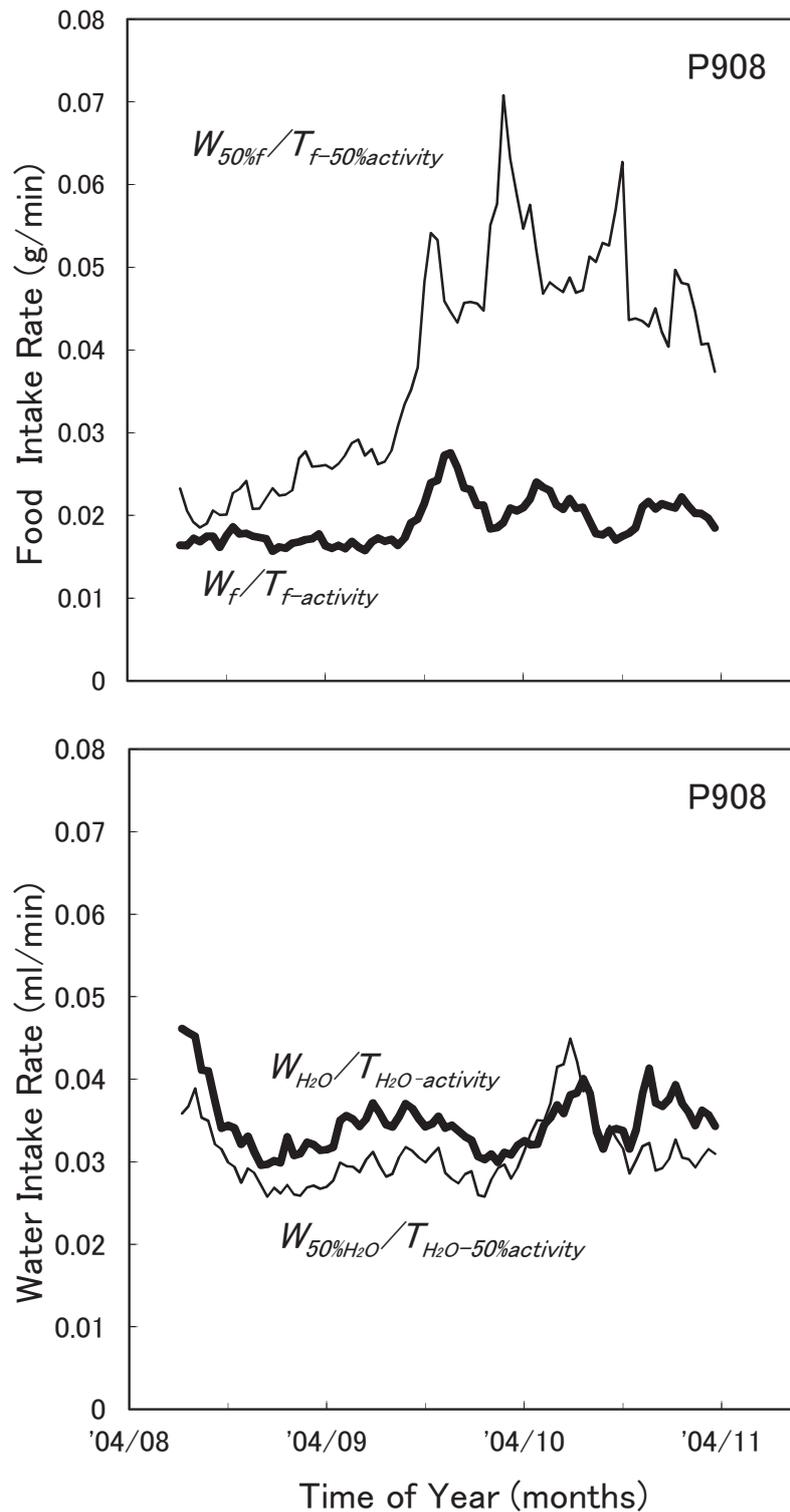


Figure 20. Food intake rate (top) and water intake rate (bottom) correlated with time of year (months) for a female pigeon (P908) from August 2004 to November 2004.

日間の連続実験（藤, 2008）や、日長時間の季節変化が非統制で環境温を一定に保った 880 日間の連続実験（藤, 2011b, 2012, 2013）などを既に行った。本稿で取り上げた実験の体系的再現実験ともいべきこれらの実験においても、その結果の示すところは、摂食反応の Activity Ratio は 1 よりも大となり、摂水反応は 1 前後か 1 よりも小となった。環境温を操作することにより得られた結果から、

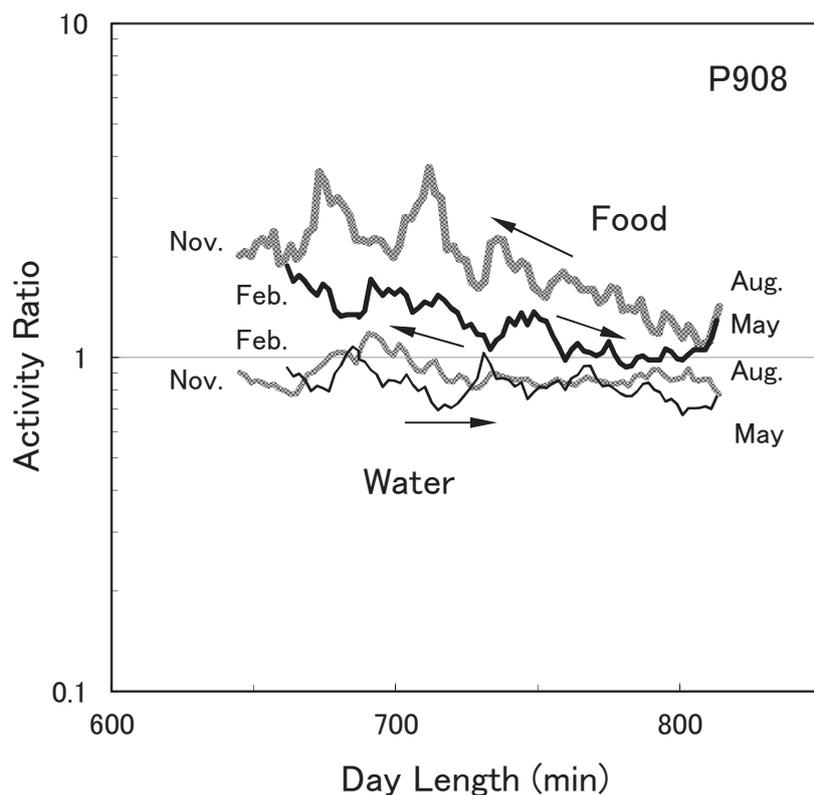


Figure 21. The activity ratio of $W_{50\%} / T_{50\%}$ activity to W / T activity of food intake and of water intake as a function of day length in a female pigeon (P908). Solid lines: February - May; hatched lines: August - November. Arrows indicate the passing of time.

温度変化 1°C あたりの固有摂食率 ($W_f \cdot W_b^{-1} \cdot \Delta^\circ\text{C}^{-1}$) と固有摂水率 ($W_{H_2O} \cdot W_b^{-1} \cdot \Delta^\circ\text{C}^{-1}$) の変化を示す温度係数を試算したところ、環境温変化の影響は、体重あたりの摂食量の方が体重あたりの摂水量に比べて、より大きな影響を受けることがわかった。

このように、本稿の実験とは独立に行った変数操作型の実験においてもその実験結果が再現されたことから、ハトの摂食・摂水行動と日長時間あるいは環境温との長期にわたる時間的關係は、かなり頑健な關係にあると見做してよさそうである。なお、紙幅の關係上、体系的再現研究の詳細を述べることができなかつたのは誠に残念であるが、また他日を期したい。

ま と め

本稿は、動物の個体活動や生命維持に不可欠の摂食と摂水について、これらを実験的行動分析学の観点から分析を試みた。摂食行動と摂水行動を制御する環境要因として、環境の温度と明暗があり、それぞれに日内周期や季節周期がある。そこで、動物実験室のハトを対象として、長期間にわたる観察と実験を実施した。

飼育室での実験室日誌記載の3年7か月の体重と温度の記録に基づく事後分析を行なったところ、環境温の高いほど体重が減少する關係があつたが、その傾向は集団飼育室よりも個別ケージの個体

において、より顕著であった。

個別ケージにおけるハト2羽（PX001とPX004）の1日単位で測定した体重、摂食量、摂水量について、分析した。1日1回の給餌と給水が行われる飼育環境におけるオスのハト（2年3か月のデータ）と、産卵期にあったメスのハト（1年2か月のデータ）のそれぞれの体重、摂食量、摂水量の時系列変動について分析したところ、オスは摂食周期と摂水周期とが同期して、また摂食量の増減と摂水量の増減とは比例していた。一方、メスの摂水周期は摂食周期とは独立に、産卵周期に同期していた。

個体の摂食反応と摂水反応とを直接条件統制して反応の測定と記録を行うため、1羽のハト（P908）について24時間連続実験場面に設定した約1年5か月間の長期オペラント実験を行った。毎日の被験体の体重と、摂食キーつつき反応数、摂水キーつつき反応数、摂食量、摂水量の時間ごとのデータに基づいて、分析を行った。

その結果、1日の摂食の時間密度は1日の時刻の中間帯が高い傾向にあり、この傾向は日長時間が短いほど顕著となる一方、1日の摂水の時間密度は1日を通じてほぼ一定であり、さらに日長時間の伸長・短縮の影響を受けなかった。1年間以上の実験期間を設定することによって初めて、長い周期成分の環境変数を実験条件に組み込むことができた。これの実施には、故障のない安定した実験装置と、被験体の健康管理とが不可欠であった。

このような方法、すなわち長期間にわたる行動所産や実験に基づく行動データの時系列分析により、穀食性のハトの摂食行動と摂水行動とにおける行動特性の違いを示すことができた。

おわりにかえて

摂食行動や摂水行動にとって、日長時間がどのような機能を果たしているのかを調べるためには、例えば以下のような研究計画が考えられるのではないか。日長時間の実験的操作によって人工的季節周期を作り、自然周期から人工周期への切り換えに伴って生ずる摂食行動と摂水行動の変化や追従性の変動を調べる実験が考えられる。季節周期の短縮化（地球の公転速度の増速に相当）や伸長化（地球の公転速度の減速に相当）を可能とする実験装置とその工夫が必要となろう。これにより、日長時間の人工的伸縮に対する摂食行動や摂水行動の恒常性や可塑性という観点からの分析によって、それぞれの特性が明らかにできるかもしれない。もう一つは、日長時間の季節周期は維持しながら、日出に伴う明環境の出現（暗環境の消失）を、ハト個体のオペラント反応に依存させる実験である。いわば、点灯オペラント（浅野・熊崎, 1975）課題であるが、これによりハトのオペラント反応によって指定される明環境の時間帯（日出から日入までの時間帯に相当）の示す周期性と、摂食行動や摂水行動の周期性とを分析することにより、摂食行動と摂水行動、そして明環境のいずれをもオペラント行動として関連づけることが可能となる。

注

本稿で言及した筆者の行った各種実験は、ハトを対象として2000年から2013年にかけて行った一連の実験である。その実験結果については、日本心理学会大会、日本動物心理学会大会などにおいて発表した。また、その一部は日本動物心理学会第67回大会（2007年10月7日 早稲田大学）シンポジウム「生き物にとって時間とは何か」において、報告した。

引用文献

- 浅野俊夫・熊崎清則 (1975). チンパンジーにおける点灯および消灯オペラント 動物心理学年報, **25**, 35-42.
- Baldwin, S. P., & Kendeigh, S. C. (1938). Variations in the weight of birds. *Auk*, **55**, 416-467.
- Bartholomew, G. A., & Cade, T. J. (1963). The water economy of land birds. *Auk*, **80**, 504-539.
- Bartholomew, G. A., Jr., & Dawson, W. R. (1954). Body temperature and water requirements in the mourning dove, *Zenaidura macroura marginella*. *Ecology*, **35**, 181-187.
- Boix-Hinzen, C., & Lovegrove, B. G. (1998). Circadian metabolic and thermoregulatory patterns of red-billed woodhoopoes (*Phoeniculus purpureus*): the influence of huddling. *Journal of Zoology*, **244**, 33-41.
- Bolles, R. C. (1961). The interaction of hunger and thirst in the rat. *Journal of comparative and physiological psychology*, **54**, 580-584.
- Brown, F. M., & Graeber, R. C. (Eds.) (1982). *Rhythmic aspects of behavior*. New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Cade, T. J., & Dybas, J. A., Jr. (1962). Water economy of the budgerigar. *Auk*, **79**, 345-364.
- Cadée, N., Piersma, T., & Daan, S. (1996). Endogenous circannual rhythmicity in a non-passerine migrant, the Knot *Calidris canutus*. *ARDEA*, **84**, 75-84.
- Calder, W. A. (1975). Daylength and the hummingbird's use of time. *Auk*, **92**, 81-97.
- Calder, W. A. (1976). Energetics of small body size and high latitude the Rufous hummingbird in coastal Alaska. *International Journal of Biometeorology*, **20**, 23-35.
- Calder, W. A. (1984). Size, function, and life history. New York: Dover. pp. 199-236.
- Calder, W. A., & Braun, E. J. (1983). Scaling of osmotic regulation in mammals and birds. *American Journal of Physiology*, **244**, R601-R606.
- Chapman, T. E., & Mihai, D. (1972). Influences of sex and egg production on water turnover in chickens. *Poultry Science*, **51**, 1252-1256.
- Collier, G. (1969). Body weight loss as a measure of motivation in hunger and thirst. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **157**, 594-609.
- Cope, D. R. (2003). Variation in daily and seasonal foraging routines of non-breeding barnacle geese (*Branta leucopsis*): working harder does not overcome environmental constraints. *Journal of zoology (London)*, **260**, 65-71.
- Daan, S., & Aschoff, J. (1975). Circadian rhythms of locomotor activity in captive birds and mammals: Their variations with season and latitude. *Oecologia*, **18**, 269-316.
- Degen, A. A., Pinshow, B., & Alkon, P. U. (1982). Water flux in chukar partridges (*Alectoris chukar*) and a comparison with other birds. *Physiological Zoology*, **55**, 64-71.
- Degen, A. A., Pinshow, B., & Shaw, P. J. (1984). Must desert chukars (*Alectoris chukar sinaica*) drink water? Water influx and body mass changes in response to dietary water content. *Auk*, **101**, 47-52.
- Ebbinge, B., Canters, K., & Drent, R. (1975). Foraging routines and estimated daily food intake in Barnacle Geese wintering in the northern Netherlands. *Wildfowl*, **26**, 5-19.
- Farlow, J. O. (1976). A consideration of the trophic dynamics of a late cretaceous large-dinosaur community (Oldman formation). *Ecology*, **57**, 841-857.
- Fábry, P. (1967). Metabolic consequences of the pattern of food intake. In C. F. Code (Ed.), *Handbook of physiology: a critical, comprehensive presentation of physiological knowledge and concepts*; section 6. *Alimentary canal*. Vol.1. Washington: American Physiological Society. pp. 31-49.
- Ferster, C. B., & Skinner, B. F. (1957). *Schedules of reinforcement*. New Jersey: Prentice-Hall. pp. 503-579.
- 藤 健一 (2000). ハトのオペラント実験用給餌装置・給水装置 日本心理学会第64回大会発表論文集, 676.
- 藤 健一 (2001). ハトの並立強化スケジュールを用いた摂食・摂水行動の分析 日本心理学会第65回大会発表論文集, 382.
- 藤 健一 (2002). ハトの摂食・摂水行動のマルチオペラント分析 日本心理学会第66回大会発表論文集, 700.

- 藤 健一 (2003). ハトの 24 時間連続実験による摂食・摂水行動の分析 日本心理学会第 67 回大会発表論文集, 783.
- 藤 健一 (2004). 長期封鎖型摂食・摂水環境におけるハトの水分確保 日本心理学会第 68 回大会発表論文集, 753.
- 藤 健一 (2005). 長期封鎖型環境におけるハトの摂食・摂水行動に及ぼす温度の効果 日本心理学会第 69 回大会発表論文集, 802.
- 藤 健一 (2006). 長期封鎖型環境におけるハトの摂食・摂水行動に及ぼす温度の効果 (2) 日本心理学会第 70 回大会発表論文集, 806.
- 藤 健一 (2007). ハトの摂食・摂水行動における給餌率と給水率の非同等な効果 動物心理学研究, 57, 133.
- 藤 健一 (2008). 季節変動を伴う日長時間と環境温との対応を崩した場合におけるハトの摂食・摂水 日本心理学会第 72 回大会発表論文集, 835.
- 藤 健一 (2011a). ハトの集団飼育場面における成員操作による各個体の体重および摂食行動の変容 立命館文学, 620, 118-123.
- 藤 健一 (2011b). 定温度に設定した長期連続実験場面におけるハトの摂食・摂水行動の分析 - 日長時間の効果: 冬至前から春分過まで - 日本心理学会第 75 回大会発表論文集, 769.
- 藤 健一 (2012). 定温度に設定した長期連続実験場面におけるハトの摂食・摂水行動の分析 (2) - 日長時間の効果: 春分から夏至, 秋分, 冬至, 再び春分まで - 日本心理学会第 76 回大会発表論文集, 759.
- 藤 健一 (2013). 定温度に設定した長期連続実験場面におけるハトの摂食・摂水行動の分析 (3) - 1 日の活動時間・摂食量・摂水量と日長時間伸縮との関係 - 日本心理学会第 77 回大会発表論文集, 706.
- Guillemette, M. (1998). The effect of time and digestion constraints in Common Eiders while feeding and diving over Blue Mussel beds. *Functional ecology*, 12, 123-131.
- Heywang, B. W. (1941). The water consumption of hens. *Poultry Science*, 20, 184-187.
- 井深信男 (1990). 行動の時間生物学 朝倉書店
- 石田直理雄・本間研一 (編) (2008). 時間生物学事典 朝倉書店
- Jull, M. A. (1949). Water consumption in relation to egg production. *World's Poultry Science Journal*, 5, 29.
- Kendeigh, S. C. (1970). Energy requirements for existence in relation to size of bird. *Condor*, 72, 60-65.
- Kutscher, C. L. (1969). Species differences in the interaction of food and water interaction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 154, 539-551.
- Lewis, S., Schreiber, E. A., Daunt, F., Schenk, G. A., Wanless, S., & Hamer, K. C. (2004). Flexible foraging patterns under different time constraints in tropical boobies. *Animal behaviour*, 68, 1331-1337.
- MacMillen, R. E. (1962). The minimum water requirements of Mourning Doves. *Condor*, 64, 165-166.
- McFarland, D. J. (1964). Interaction of hunger and thirst in the barbary dove. *Journal of comparative and physiological psychology*, 58, 174-179.
- McFarland, D. J. (1965a). The effect of hunger on thirst motivated behaviour in the barbary dove. *Animal Behaviour*, 13, 286-292.
- McFarland, D. J. (1965b). Control theory applied to the control of drinking in the barbary dove. *Animal Behaviour*, 13, 478-492.
- McFarland, D. J. (1967). Phase relationships between feeding and drinking in the barbary dove. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 208-213.
- McFarland, D., & Wright, P. (1969). Water conservation by inhibition of food intake. *Physiology and Behavior*, 4, 95-99.
- 文部科学省国立天文台 (編) (2003). 理科年表 CD-ROM 2003 丸善
- Morton, M. L. (1967). Diurnal feeding patterns in White-crowned Sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Condor*, 69, 491-512.
- Nagy, K. A., & Peterson, C. C. (1988). *Scaling of water flux rate in animals*. Berkeley: University of

California Press.

- Owen, M. (1972). Some factors affecting food intake and selection in White-fronted Geese. *Journal of animal ecology*, **41**, 79-92.
- Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. New York: Cambridge University Press, pp. 100-117.
- Piersma, T., Brugge, M., Spaans, B., & Battley, P. F. (2008). Endogenous circannual rhythmicity in body mass, molt, and plumage of Great Knots (*Calidris tenuirostris*). *Auk*, **125**, 140-148.
- Reinberg, A. (1979). *Des rythmes biologiques à la chronobiologie*. Bordas.
(レンベール, A. 松岡芳隆・松岡慶子 (訳) (1985). 人間と生物リズム 時間生物医学序説 白水社)
- Seeland, von (1887). Ueber die Nahwirkung der Nahrungsentziehung auf die Ernährung. *Biologisches Centralblatt*, **7**, 146-158, 184-192.
- Tielman, B. I., & Williams, J. B. (2000). The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments, *Physiological and Biochemical Zoology*, **73**, 461-479.
- 富岡憲治・沼田英治・井上慎一 (2003). 時間生物学の基礎 裳華房
- Verbeek, N. A. M. (1964). A time and energy budget study of the Brewer Blackbird. *Condor*, **66**, 70-74.
- Verplanck, W. S., & Hayes, J. R. (1953). Eating and drinking as a function of maintenance schedule. *Journal of comparative and physiological psychology*, **46**, 327-333.
- Walter, A., & Hughes, M. R. (1978). Total body water volume and turnover rate in fresh water and sea water adapted glaucous-winged gulls, *Larus glaucescens*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **61A**, 233-237.
- Weathers, W. W., & Nagy, K. A. (1984). Daily energy expenditure and water flux in black-rumped waxbills (*Estrilda troglodytes*). *Comparative biochemistry and physiology Part A: Physiology*, **77**, 453-458.
- Williams, J. B., Withers, P. C., Bradshaw, S. D., & Nagy, K. A. (1991). Metabolism and water flux of captive and free-living Australian parrots. *Australian Journal of Zoology*, **32**, 131-142.
- Yamauchi, C., Fujita, S., Obara, T., & Ueda, T. (1981). Effects of room temperature on reproduction, body and organ weights, food and water intake, and hematology in rats. *Laboratory Animal Science*, **31**, 251-258.
- Zeigler, H. P., Green, H. L., & Lehrer, R. (1971). Patterns of feeding behavior in the pigeon. *Journal of comparative and physiological psychology*, **76**, 468-477.
- Zeigler, H. P., Green, H. L., & Siegel, J. (1972). Food and water intake and weight regulation in the pigeon. *Physiology and Behavior*, **8**, 127-134.
- Zweers, G. A. (1982). Drinking of the pigeon (*Columba livia L.*). *Behaviour: an international journal of comparative ethology*, **80**, 274-317.

(本学文学部特別任用教授)