

講演 9 採食エンリッチメントのこれまでとこれから

SHAPE-Japan・京都大学野生動物研究センター / 山梨 裕美

環境エンリッチメントは、対象とする動物にとって必要な刺激を特定しそれを導入することによって、動物の身体的・心理的な健康を促進するための具体的な方策である³⁰⁾。環境エンリッチメントを通して、本来の行動・能力が発現できるようにすること、動物自身が選べる選択肢を増やすこと（自発性・操作可能性の尊重）、そして日々の生活に変化を与えることなどが動物の身体的・心理的な健康のために不可欠である^{12) 18) 40) 45)}。近年、目的や方法の特徴から物理・採食・社会・感覚・認知エンリッチメントの5カテゴリーに分けられることが多い（図1¹²⁾）。採食はすべての動物が生存のために必須とする行動であり、あらゆる飼育環境で導入可能であることから採食エンリッチメントは中でももっとも広く取り入れられているものの一つである。

今回の資料は、エンリッチメントの分類にこだわらず、採食に関連したエンリッチメントすべてを対象として議論する。国内外の実例を概説するとともに、効率よく行うための要素や展示とのかかわり、発達の視点の導入などを議論しながら今後の採食エンリッチメントの課題や可能性について考えたい。



図1：エンリッチメントと五つのカテゴリー

■採食エンリッチメントの根本と考え方

動物種進化の過程でそれぞれの種に特異的な採食様式を獲得してきた。野生では発揮できる行動が環境の制限から飼育下では発揮できないことから、動物に葛藤が生じ、結果的に行動や生理機能を短期・長期的に変容させてしまうと考えられている。例えば、飼育動物の行動管理上の問題点として常同行動がある。常同行動は同じ動作を一見無目的に繰り返す行動で、同じ場所を行ったり来たりする常同歩行や、主に草食動物などが舌を動かし続ける舌遊びなどがある^{21) 43)}。

これらの行動パターンには種ごとの特徴があり、採食パターンの種差が反映されているのではな

いかとも言われている²⁰⁾。チンパンジーは行動の柔軟性が高いことから、多様な「異常」行動が見られるが、高い割合で見られるのは採食に関連した行動である³⁹⁾。そのため、採食エンリッチメントを通して、種特異的な採食行動を発現できるような工夫を行うことが必要である⁴⁰⁾。Young (2003) は、採食エンリッチメントを考える際の具体的なポイントを挙げている。例えば草食動物の場合のポイントを抜粋すると以下の通りである。「食べ物はいくつの次元で見つかるか？ 食べ物の距離はどのくらいか？ 1日に何回採食するか？ 採食の平均持続時間は？ 群れで採食するか、単独で採食するか？ ある採食の方法に特化した体になっているか？ 食べ物を探すのにどのような感覚を用いているか？ 食べ物をどのように処理しているか？ 食べ物の種類により上記の間はどれだけ変わるか？」(p 95より抜粋して翻訳) それぞれの種の採食行動から要素をまず抽出し、それを元に具体的に何ができるのかを考える。

■採食エンリッチメントの実例と有効性、注意点

これまで様々な採食エンリッチメントが行われており、その有効性が確認されている。例えば、一度に食べ物を与えるのではなく、餌を細かくして放飼場にまいたり隠したりすることで、採食時間が延長し、異常行動や攻撃行動の減少したことなどがチンパンジーやアカゲザルで報告されている^{2) 17)}。飼育下で与えられる果物や野菜は、野生下で食べている食べ物よりも繊維分が少ないことが多い。繊維質の多い食べ物を与えることで、ゾウの活動時間が増加したり、ゴリラやチンパンジーなどでは吐き戻し行動が減少したことが報告されている^{31) 32) 34) 39)}。ミナミコアリクイに新奇エサの呈示・給餌回数の増加・給餌方法の変更などを行うことで、探索時間の増加とストレス指標となる糞中コルチゾール代謝物の減少がみられた⁹⁾。Bashawら³⁾は、スマトラトラとライオンを対象に、生きた魚を与えることと馬の骨を与えることが行動に与える変化を検討した。結果、トラは両方のエンリッチメントで常同行動が減少し、魚の呈示では様々な採食行動の頻度が増加した。ライオンでは、馬の骨で常同行動の減少が見られた。

哺乳類以外でも、効果は確認されている。ウミガメを対象に塩ビパイプやプラスチックボトルに食べ物を入れるなどの工夫や落水場の場所変更などを行ったところ、休息が減少しより複雑な遊泳パターンが見られるようになった³⁶⁾。他にもアオジタカゲやヘビなどの爬虫類にフィーダーや生餌としてミルワームを導入したりすることで行動による変化が見られたことがいくつか報告されている^{reviewed in; 7)}。上記のように採食品目を変更する、給餌方法の変更など、採食エンリッチメントの種類は様々であるが、まとめると下記のような効果がみられている。

- ・活動時間配分（1日の間での採食・休息・移動時間の割合を示したもの）が野生のものに近づく
- ・行動の多様性を増加する
- ・本来の行動パターンが増加し、異常行動（常同行動など）が減少する
- ・ストレスに関連した行動や生理指標が減少する
- ・環境の利用効率が増加する
- ・環境の要求に正常な方法で対処できるようになる。

採食行動は種ごとに異なるので、同じ方策がすべての種・個体に有効であるとは限らない。例えば、Morimura & Ueno²⁵⁾は、ゾウとチンパンジーの行動と給餌回数の関係（1日1回または2回）を調べた。結果、チンパンジーは給餌回数が2回の時に採食時間が増加したが、ゾウは1回の時に

増加した。

また動物や個体によってはエンリッチメントがケガや病気などにつながる危険性があるので、種の性質や個体の順位や性格などを把握しなければならない。例えば、エンリッチメント装置をめぐって個体間の闘争につながることもある³⁵⁾。他にも動物の年齢や経験によって、消化能力や適応能力などが異なるので、個体や状況に合わせて注意が必要だろう。実験動物施設のサル類では、まれに急性胃拡張という病気を発症することがあるが、一つの原因として給餌量など給餌条件の急激な変化が挙げられている²⁷⁾。

新規エンリッチメント導入の際は、急激な変化ではなく、ゆるやかに変化を加えていく方が安全である。またエンリッチメントのサイズや形状によっては、体の一部がはまってしまったり、動物が誤飲することもある。このようなエンリッチメントに関する事故などの例が Enrichment gone wrong¹⁰⁾ にまとめられており、無料でダウンロード可能である。

■常同行動は減るのか？

動物園であれば常同行動を減らすことが、エンリッチメントの一つの大きな目標になるだろう。では環境エンリッチメントは、常同行動を減らすのにどれほど役に立つのだろうか。

Swaigood & Shepherdson³³⁾がこれまでに発表された研究論文を分析したところ、環境エンリッチメントを行うことで常同行動を 50～60%の割合で減らすのに成功していたと報告している。採食エンリッチメントとそうでないものの効果には差がなかったとも述べているが、これについては効果がなかったものは論文として出版されない場合が多いのではっきりしない。少なくとも環境エンリッチメントは常同行動を減らすことに有効ではありそうだ。しかし限界もあり、時に常同行動の変化には影響を与えないことやむしろ増加させることもある。このことはその特定のエンリッチメントが、動物のその特定の常同行動を行うモチベーションを低下することにつながらなかったということなので、その他のエンリッチメントを試してみる必要があるだろう。

しかし同時に常同行動のメカニズムも考慮しなければならない。Mason²¹⁾は、常同行動発現のメカニズムとして、主に三つの仮説をあげている。(1) 現在の環境や動物の内因により常同行動をおこさせている、(2) 環境がストレスを与え続けることで行動の発現や制御に問題を与えている、(3) 過去の環境が中枢神経系の発達にダメージを与え、行動の発現や制御に問題を与える。つまり、常同行動は現在の環境要因だけでなく、過去の環境により受けたダメージが長期的に影響している可能性もある。その場合には、エンリッチメントをしても常同行動は減らないこともあるだろう。実際に、動物園などで環境が改善されても広い施設の中の一部を行ったり来たりする動物を見かけることもある。

常同行動を行うことは、動物が本来適応してきた環境とは異なる環境に適応するために行うものである。常同行動の獲得には刺激の不足などネガティブな環境要因が関連していることが多いが、一旦獲得された常同行動は、それを行うことでストレス緩和にもつながる場合があると言われている¹⁹⁾。モチベーションに目を向けずに、ただ常同行動をさせないようにする場合には福祉としてはむしろ悪化してしまうこともあるかもしれないため、注意が必要である。そのため、エンリッチメントを評価する際には、常同行動だけを指標にするのではなく、その他の行動や生理指標など適切なものを併用するのが理想的である。ただし常同行動が減らないことは多くの場合に飼育環境に問

題があることを忘れてはいけない。常同行動は見た目は単純だが、そのメカニズムは複雑である。常同行動だけにとらわれすぎてはいけないが、常同行動は動物の状態を表す一つの指標として考慮していく姿勢が必要である。

■コントラフリーローディング・予測可能性・順化

そもそも動物たちにとって、わざわざ手間のかかるフィーダーなどを使うことは不可欠なのだろうか。このことを考える時に重要な概念として、飼育動物にすぐに食べられる食べ物と手間をかけないと食べられない食べ物を同時に与えた時に、わざわざ手間をかけないと食べられない方を選ぶという「コントラフリーローディング」という現象がある^{15) 26)}。この現象は、動物が自分のかけるコストに対して報酬や利益を最大化するようにふるまうという古典的な学習理論や最適採餌理論などに反するものである。この現象がなぜ起こるのかに関しては諸説ありここでは述べない。コントラフリーローディングの出やすさなどには環境や個体の内的状態などに左右されるものの、この現象が動物には操作する欲求があるという一つの根拠となっている。

エンリッチメントを行う際に、いくつかの要素を考慮することで効果を高めることができる場合がある。まずは、予測可能性についてである⁴⁾。予測不可能なことが多い野生での暮らしに比べ、飼育下の暮らしはひどく単調である。採食に関しても、動物たちはいつ食べ物を与えられるのかなどが予測できるようになってしまうため、給餌前になると常同行動が増加したり、扉の前で待機するなどといった行動が頻繁に出るようになってしまう。では、給餌スケジュールが予測しづらくなった場合に動物の行動はどう変わるだろうか。Bloomsmith ら⁶⁾ は、チンパンジーを対象として厳格に決まった時間に給餌する場合（予測可能条件）と、そうでない場合（予測不可能条件）の行動を比較した。結果、予測可能な条件の方が給餌前に動物が不活発な時間が長かった。異常行動に関しても類似の傾向を示した。動物はヒトが与える小さなシグナルと給餌のタイミングなどをすぐに結びつけることができってしまう。ある程度予測不可能にすることが、給餌前の常同行動などへの対策にはなるのだろう。

ただし、すべての事象が予測不可能な方がよいかというところというわけではない。過去の動物心理学の実験では、電気ショックなどのネガティブな刺激などに関しては動物が予測可能なスケジュールを選ぶことなどが示されている^{reviewed in: 4)}。動物園でもオマキザルの施設に飼育担当者が掃除などのために入る前に、ロックをすることでその後のストレス関連行動が減少するという報告もある²⁸⁾。予測可能性と福祉の関係は統一的ではないものの、採食エンリッチメントに関しては予測不可能性をうまく取り入れることで、その効果をより高めることができるのかもしれない。

次に馴れの問題である。新奇なエンリッチメントを導入しても、その反応は最初は高くても徐々に低下していくことが多い。Anderson ら¹⁾ は順化の影響について調べた。丸太の中にハチミツを入れたものをナマケグマに与えると、徐々に反応が低下していった。ただし、毎日ではなく一日おきに与えることで、その順化の効果が緩和されたという。同じものでも、毎日与えると飽きてしまうことはヒトも動物も同じである。毎日与えるものと、時々しか与えないものを作り、新鮮さを保つ工夫が必要である。海外の動物園などではエンリッチメントスケジュールを作成し、限られたオプションの中でも日替わりで変化を与えている。熊本サンクチュアリでもチンパンジーに対して曜日ごとのエンリッチメントを行っている⁴²⁾。

■採食エンリッチメントと展示

動物が野生で見られるような本来の行動を発現している様子を観察することは、動物に関して学ぶことにもつながるうえに、そもそも楽しいものである。そのため、採食エンリッチメントが来園者教育などにもよい効果を与えうることは容易に想像がつくだろう。その場合には動物自身にとってメリットになるかということに加えて、来園者にどのようなメッセージが伝わるかということにも注意をする必要がある。エンリッチメントを通して、野生本来の姿を伝え、ヒトとの適切なかわり方などについても伝えられるものが望ましいだろう。近年は来園者向けの体験型イベントにエンリッチメントを取り入れているものもある。例えば NPO 法人サンクチュアリプロジェクトでは、来園者自身がチンパンジーの採食エンリッチメントにかかわることで動物の理解をすすめるイベントを九州や関西の動物園などで行っている（図2）。野生チンパンジーは木に登り、果実や葉を見つけ、好みのものを選んで採食する。そうした様子を再現するために、このイベントでは1～2mほどの枝に細かく切った野菜や果物などくくりつけ、それをタワーなど高いところに設置する。イベント参加者は、その後チンパンジーが採食したり、興奮したりと活発な様子を観察する。動物自身には実際に触れることないが、動物の行動変化に「ふれる」ことによって、参加者の動物への興味が深まることを期待している。一方でチンパンジーにとっては採食時間が延びたり、普段とは違う変化を味わえるなどのメリットがあると考えられる⁴¹⁾。

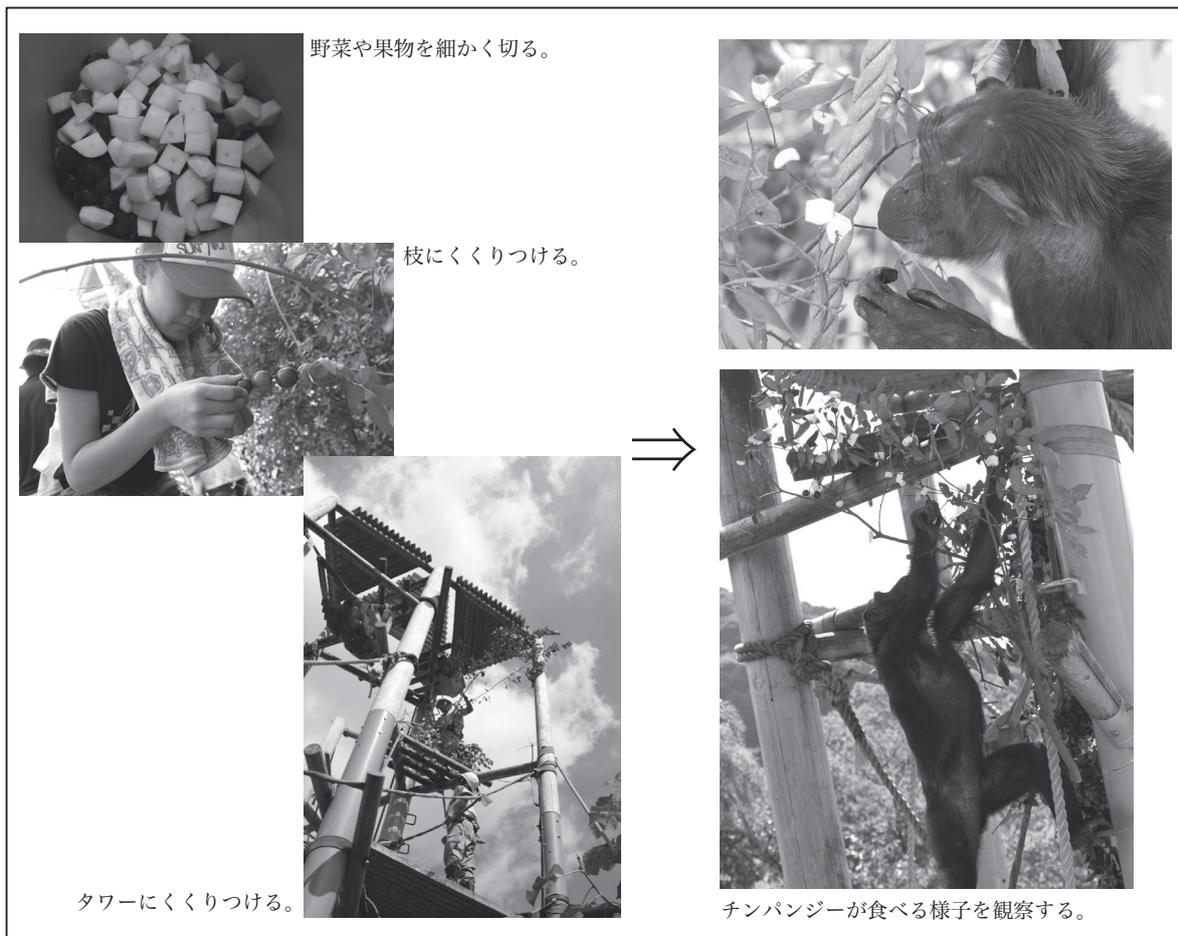


図2：採食エンリッチメントをとり入れた体験型イベント

しかし時に展示としての側面を重視するあまり、エンリッチメントとしての機能が不十分となることもあるのも事実である。例えば、来園者に見せるために時間を固定することで給餌スケジュールが予測しやすくなるために、動物の行動が固定化してしまったり、エンリッチメント実施前などに常同行動が発現しやすくなる（予測可能性の問題）。また、エンリッチメントとしての機能を果たすだけであれば、必ずしも本物の木枝や擬岩・擬木といった見た目も自然なものだけにこだわる必要はなく、人工的なものを上手に取り入れることで効率よく維持管理が可能となる場合も多い。しかし展示としての見た目を重視することで、使用可能な素材が限られてしまうことがある。

さらに、展示として価値のある時間帯にのみ重きをおかれることになることから、来園者の目の届かない動物が長い時間を過ごす寝室などのエンリッチメントが後回しになることもある。展示としての工夫が結果的にエンリッチメントとしての役割につながることも多くあるが、エンリッチメントとしての効果を最大化するためには福祉をまず土台とするということを常に考えなければならない。

■生餌と福祉

肉や魚を食べる動物は、野生下で別の生き物を狩って食べている。被食者は2次元・3次元空間を移動し、捕食者は追いかけたり、待ち伏せしたりしながらタイミングを見はからって捕獲する。そのため、野生での採食シーンの再現には生きた動物を与えることが一つの選択肢となる。特に魚類などでは、日本でも捕食—被食関係にある生き物同士が同じ施設内に飼育されていることもある。また、来園者から見えないところで哺乳類や鳥類の生餌を与えている園館もあるだろう。生態展示や捕食者の健康にとってはよいものとなるかもしれないが、福祉の観点からはどちらの動物に重きを置くべきなのか、ここにはやっかいな問題が出てくる。捕食者は野生には必ず存在するものであり、視覚や聴覚的な刺激程度であれば、被食者にとってもほどよい緊張感につながり、よい刺激になることもあるかもしれない。しかし野生環境の場合には逃げる場所や隠れる場所など対抗する手段も存在するのに対して、飼育下の狭い施設の中で被食されることは、野生環境よりもさらに強い恐怖や苦痛を与えることにつながるとも考えられる。

ここではっきりとした結論を出すことはできないが、生餌に関してははっきりとした指針を持つユニークな国であるイギリスの例をあげることにする。魚類を含む脊椎動物を生餌として利用するのは基本的に禁止しており、無脊椎動物のみ可能となっている。イギリスでは魚類も Sentience(痛みなどの感覚を知覚する能力)をもつ動物として近年認められるようになってきている。またミルワームなどの無脊椎動物に関しても、生きている限りはその福祉に配慮することも重要とされている¹³⁾。このような規則があることもあり、生餌を使わない代替法として、様々なユニークな工夫がされている。

例えば Howletts and Port Lympne Wild Animal Park での Cheetah Zip-Line¹⁴⁾ や、ライオンの施設の中にラジコンで操作された車のうえにエサを載せて走る Lion Rover¹¹⁾ などはその好例である。2種類とも、動きを加えることによって狩りの際の行動の表出を狙ったものである。日本でも京都市動物園などで行われたとらじゃらし⁴⁶⁾ や、アメリカのナイアビ動物園で行われたバンジージャンプ用のロープに肉をつるす試みも目的を同じくするものだろう²⁹⁾。

一方でイギリスの一般の人たちの認識が、規制と必ずしも一致しているわけではない。Ings ら¹⁶⁾

のエディンバラ動物園（イギリス）での調査によると、動物園でインタビューした人のうち 72% がペンギンに生きた魚を展示場で与えることに同意しており、84.5% の人が来園者が見えない場所では与えることに同意した。チーターにウサギを与えることに関してはそれぞれ 32% と 64.5% と下がるものの同意する人もそれなりの割合で存在した。生餌に関して規制があることで不自由を感じる要因となる部分はあるのかもしれないが、人と動物双方にとって良い方向性を模索する原動力にもなっているのだろう。

日本では生餌についてどのように考えていくべきなのか、議論する余地のある問題である。少なくとも今後捕食―被食関係にある動物種が同時に展示される場合には、被食される側にも隠れたり逃げたりする行動が発現できるような工夫を整備するなど、両者にできる限りの配慮をする姿勢は必要だろう。

■発達的な観点

今後のエンリッチメントを考えるうえで、行動の多くを後天的な学習に依存する動物にとっては、発達的な視点も重要であろう。人工哺育の個体がその後大人になった後に、正常な交尾・育児行動が発現できないことが様々な動物種で報告されている⁵⁾。理由として、幼いころに母親や同種他個体のかかわりから、社会行動を学習するからであると考えられている。そのため、現在では例え人工哺育になってしまってもなるべく早く群れに戻すことが当然となってきている⁴⁷⁾。

しかし社会行動以外にも幼いころに学習すべき行動は多い。特にある種の行動は特定の時期（臨界期または感受期）にしか学習できないと考えられており、その時期を過ぎると、学習するのが難しくなる²²⁾。例えば、野生の大型類人猿は毎晩樹上に枝を折りこんだベッドを作るが、飼育下ではすべての個体ができるわけではない。野生生まれの個体とそうでない個体の間にはその能力に大きな違いが見られ、大人になってからはほとんど改善しない^{24) 38)}。他にもナッツ割りなどの複雑な道具使用行動には同様の現象が報告されている²²⁾。京都市動物園ではチンパンジーが新しい行動を習得できるような工夫を行っている。ベッド作り行動や、道具使用行動を適切な時期に習得できるようにフィーダーや寝台などを設置している（図 3、4）。



図 3：京都市動物園で道具使用行動を促すための装置。見た目は人工的だが、人が取り外ししやすいように工夫してある。野生でのアリ釣りや食べ物を叩きつぶすような行動を期待して作成。



図4：京都市動物園でベッド作り行動を促すための寝台（夜間監視カメラ画像）。枝を4か所に差し込めるようにして、定期的に枝でベッドを作れるようにしてある。ベッド作りは幼いころにしか学習できない行動の一つである。

また大人になってからであっても、新しい道具使用行動の習得にあたって考えたり試行錯誤したりすること自体も、近年注目を浴びている「認知エンリッチメント」としてよい効果をもたらすと考えている^{8) 23)}。こうした工夫を行うことで、飼育チンパンジーが新しい行動を習得するプロセスなども同時に研究している。

このような発達プロセスへの配慮は、霊長類以外でも考慮すべきだろう。例えば、ミーアキャットは哺乳類で初めて「教示行動」が発見された動物である³⁷⁾。野生のミーアキャットは大人が発達段階に合わせて運んでくるサソリの状態（死体から生きたサソリまで）を変えており、コドモの採食行動の発達を促しているのではないかと考えられている。このような動物にとって必須である採食行動が飼育下でどのように発達していくのかということは、興味深い問いでもある。

また、上述したように常同行動などは一度発達してしまうと、元々の原因以外にも誘発されるようになってしまうことがある²¹⁾。そのため、常同行動が獲得される前に予防することがなにより重要である。以上のように、適切な行動を適切な時期に習得し、不適切な行動を習得しないということを促す必要がある。そうした将来的に起こりうる問題の予防のためにも採食エンリッチメントは有効だろう。そのためにも動物種の発達様式に関する知識が今後ますます重要である。

■まとめ

総合討論の時に、野生に存在しうるネガティブな要素に関する質問があった。野生には、飼育下にはない選択可能性や広い土地など、動物にとって様々なポジティブな要素が存在する。しかし一方で、捕食者の存在や極端な気温など、動物にとってネガティブな要素も存在することも事実である。そうした要素を取り入れることが動物にとって良いのか悪いのかという議論はたびたびあがることだが、はっきりとした回答は存在しない。しかしすでに述べたように、野生環境の場合には逃げる場所や隠れる場所など動物が対抗策として取りうる選択肢も存在する場合が多い。

また基本的には、野生での福祉が最大ではないということは、ある程度統一的な見解であり、飼育下ではあえてすべてを取り入れる必要のないものとされることが多いだろう。ただし、それぞれの場合の目的に応じて最適な答えは違うのかもしれない。例えば、ある種の動物は野生復帰を目標に飼育されている。彼らにとって、飼育下の暮らしは一時的なものであり、野生に戻ったあとの「福祉」を優先して考える必要があるかもしれない。その場合には、例え一時的に飢えや恐怖などのストレスを与えることになったとしても、それが野生で生きていくための学習を促すものであるのならば許

容されるべきなのかもしれない。こうした議論に関する客観的な根拠は少なく、野生復帰に関してもほとんどの種で事例が少ないことが多いため、今後考えていくべき課題である。野生での行動と飼育下の行動比較に関する問題点や、短期的な福祉と長期的な福祉のバランスについての議論などは、以前 SHAPE-Japan のメンバーの幾人かで執筆した論文もあるのでご興味のある方はご参照いただきたい⁴⁴⁾。

環境エンリッチメントは創造力次第で様々な可能性がある。環境エンリッチメントを通して、動物が本来の性質が発揮でき、環境の要求に正常な方法で対処できる状態となることは、動物園のもつ環境教育や域外保全の役割などを果たすうえでの基盤になると考えられる(図5)。そのためには、新しいエンリッチメントの方策の検討、展示との兼ね合い、予測可能性や順化、発達の観点などを取り入れ、より発展的に考えていく必要があるだろう。

一方でエンリッチメントの取り組みは、実験的な手法による評価が必ずしも適用できなかったり、個体数が少ないことなから、個体差を越えた一般性を見つけ出すことは難しいことが多い。そのためこれまで出てきた多くの疑問点にこたえるためには、一つひとつの場面で行動や生理指標などの客観的な指標をもとに動物にどのような変化が出たのか(または出なかったのか)、事例を地道に集積し続けることが重要だろう。

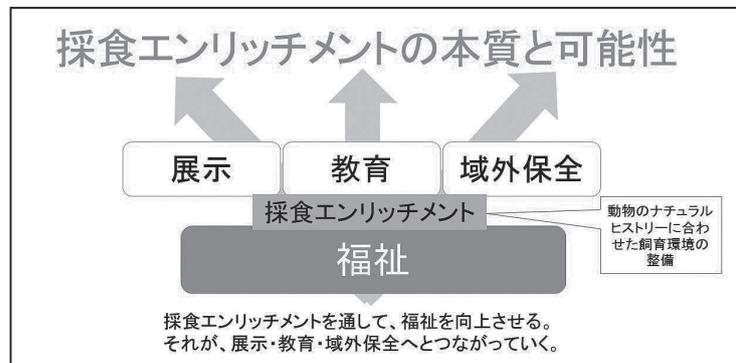


図5：採食エンリッチメントの可能性

■ SHAPE-Japan について

2013年より活動を開始した任意団体。アメリカで1993年に立ち上げられた The Shape of Enrichment の日本支部として、飼育動物に関わる人々が、動物の科学的な理解に基づいた飼育環境の改善という目的を共有し、各々の専門性を生かしながら国内外の情報を交換・活用・発信する場を目指して活動している(図6)。今回は環境エンリッチメントの評価方法に関しては述べなかったが、評価のための行動観察方法に関するワークショップなども開催している。活動内容や本資料で紹介した例について、詳細はホームページ(<http://www.enrichment-jp.org/>)をご参照いただきたい。

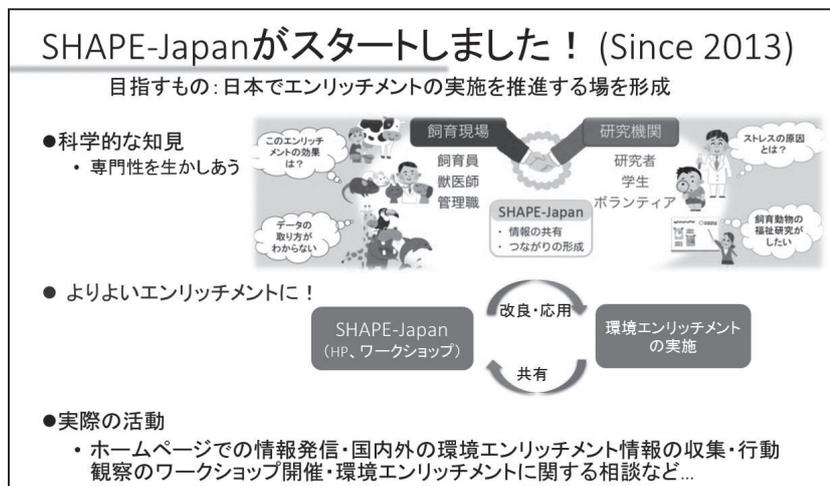


図6：SHAPE-Japan について

■謝辞

講演・執筆にわたり、以下の方々に心よりお礼申し上げます。日本飼育技術会議で発表する機会を与えてくださった、日本飼育技術学会の事務局のみなさま。発表資料や本資料作成の際にご協力くださった、SHAPE-Japanのメンバー、京都大学の森村成樹氏・Claire Watson氏・野上悦子氏、京都市動物園の田中正之氏。

■参考文献

- 1) C. Anderson, A.S. Arun, P. Jensen, Habituation to environmental enrichment in captive sloth bears—effect on stereotypies. *Zoo Biol.* 29 (2010) 705-714.
- 2) K.C. Baker, Straw and forage material ameliorate abnormal behaviors in adult chimpanzees. *Zoo Biol.* 16 (1997) 225-236.
- 3) M.J. Bashaw, M.A. Bloomsmith, M.J. Marr, T.L. Maple, To hunt or not to hunt? A feeding enrichment experiment with captive large felids. *Zoo Biol.* 22 (2003) 189-198.
- 4) L. Bassett, H.M. Buchanan-Smith, Effects of predictability on the welfare of captive animals. *Applied Animal Behaviour Science.* 102 (2007) 223-245.
- 5) M.A. Bloomsmith, K.C. Baker, S.R. Ross, S.P. Lambeth, G.P. Sackett, G.C. Ruppenthal, et al., Early Rearing Conditions and Captive Chimpanzee Behavior: Some Surprising Findings Nursery Rearing of Nonhuman Primates in the 21st Century. In: L. Barrett, (Ed.), Springer US, 2006, pp. 289-312.
- 6) M.A. Bloomsmith, S.P. Lambeth, Effects of predictable versus unpredictable feeding schedules on chimpanzee behavior. *Applied Animal Behaviour Science.* 44 (1995) 65-74.
- 7) G.M. Burghardt, Environmental enrichment and cognitive complexity in reptiles and amphibians: Concepts, review, and implications for captive populations. *Applied Animal Behaviour Science.* 147 (2013) 286-298.
- 8) F.E. Clark, Great ape cognition and captive care: Can cognitive challenges enhance well-being? *Applied Animal Behaviour Science.* 135 (2011) 1-12.
- 9) G.V. Eguizábal, R. Palme, D. Villarreal, C. Dal Borgo, J.A. Di Rienzo, J.M. Busso, Assessment of adrenocortical activity and behavior of the collared anteater (*Tamandua tetradactyla*) in response to food-based environmental enrichment. *Zoo Biol.* 32 (2013) 632-640.
- 10) V.J. Hare, B. Rich, K.E. Worley, Enrichment gone wrong, 2008. http://www.enrichment.org/MiniWebs/About_EE/hare_2008.pdf.
- 11) F. Hood, Lion rover: artificial alternative to live prey, 2008. <http://www.fraser-hood.co.uk/lionrover/about.html>.
- 12) G. Hosey, V. Melfi, S. Pankhurst, Environmental Enrichment. *Zoo Animals: behavior, management and welfare*, Oxford University Press, 2009, pp. 259-291.
- 13) G. Hosey, V.A. Melfi, S. Pankhurst, *Zoo animals: behaviour, management and welfare*, Oxford University Press, 2009.

- 14) Howletts and Port Lympne Wild Animal Park, Cheetah zip-line, 2010. <https://www.youtube.com/watch?v=bSJ4Jmi9Gjs>.
- 15) I.R. Inglis, B. Forkman, J. Lazarus, Free food or earned food? A review and fuzzy model of contrafreeloading. *Anim. Behav.* 53 (1997) 1171-1191.
- 16) R. Ings, N.K. Waran, R.J. Young, Attitude of zoo visitors to the idea of feeding live prey to zoo animals. *Zoo Biol.* 16 (1997) 343-347.
- 17) C.K. Lutz, M.A. Novak, Use of foraging racks and shavings as enrichment tools for groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Zoo Biol.* 14 (1995) 463-474.
- 18) T.L. Maple, B.M. Purdue, *Zoo Animal Welfare*, Springer, 2013.
- 19) G. Mason, N.R. Latham, Can't stop, won't stop: is stereotypy a reliable animal welfare indicator? *Animal Welfare.* 13 (2004) 57-69.
- 20) G. Mason, M. Mendl, Do the stereotypies of pigs, chickens and mink reflect adaptive species differences in the control of foraging? *Applied Animal Behaviour Science.* 53 (1997) 45-58.
- 21) G. Mason, J. Rushen, *Stereotypic animal behaviour: Fundamentals and applications to welfare*, second ed, CAB International, 2007.
- 22) T. Matsuzawa, T. Humle, Y. Sugiyama, *The chimpanzees of Bossou and Nimba*, Springer, 2011.
- 23) N. Morimura, Cognitive enrichment in chimpanzees: An approach of welfare entailing an animal's entire resources. In: T. Matsuzawa, Tomonaga, M., Tanaka, M., (Ed.), *Cognitive development in chimpanzees.*, Springer, 2006, pp. 368-391.
- 24) N. Morimura, Y. Mori, Effects of early rearing conditions on problem-solving skill in captive male chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am. J. Primatol.* 72 (2010) 626-633.
- 25) N. Morimura, Y. Ueno, Influences on the feeding behavior of three mammals in the Maruyama zoo: bears, elephants, and chimpanzees. *Journal of Applied Animal Welfare Science.* 2 (1999) 169.
- 26) T. Ogura, Contrafreeloading and the value of control over visual stimuli in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Animal Cognition.* 14 (2011) 427-431.
- 27) C.L. Pond, C.E. Newcomer, M.R. Anver, Acute Gastric Dilatation in Nonhuman Primates: Review and Case Studies. *Veterinary Pathology Online.* 19 (1982) 126-133.
- 28) K. Rimpley, H.M. Buchanan-Smith, Reliably signalling a startling husbandry event improves welfare of zoo-housed capuchins (*Sapajus apella*). *Applied Animal Behaviour Science.* 147 (2013) 205-213.
- 29) A.D. Ruskell, S.T. Meiers, S.E. Jenkins, R.M. Santymire, Effect of bungee-carcass enrichment on behavior and fecal glucocorticoid metabolites in two species of zoo-housed felids. *Zoo Biol.* 34 (2014) 170-177.
- 30) D.J. Shepherdson, Tracing the path of environmental enrichment in zoos. In: Shepherdson DJ, Mellen JM, H. M, (Eds.), *Second nature: Environmental enrichment for*

captive animals, Smithsonian Institution Press, 1998, pp. 1-12.

31) T.S. Stoinski, E. Daniel, T.L. Maple, A preliminary study of the behavioral effects of feeding enrichment on African elephants. *Zoo Biol.* 19 (2000) 485-493.

32) K. Struck, E.N. Videan, J. Fritz, J. Murphy, Attempting to reduce regurgitation and reingestion in a captive chimpanzee through increased feeding opportunities: a case study. *Lab Animal.* 36 (2007) 35-38.

33) R.R. Swaisgood, D. Shepherdson, Environmental enrichment as a strategy for mitigating stereotypies in zoo animals: a literature review and metaanalysis. In: G. Mason, J. Rushen, (Eds.), *Stereotypic animal behaviour: Fundamentals and applications to welfare* second edition, CAB International, 2007, pp. 256-285.

34) M. Tanaka, M. Matsunaga, M. Nagao, Analysis and treatment of regurgitation and reingestion in a captive female western lowland gorilla – An attempt to ameliorate the behavior by dietary change. *Primate Research.* 25 (2009) 91.

35) L.R.K. Tarou, C.W.; Adcock, D.; Bloomsmith, M.A.; Maple, T.L., Computer-assisted enrichment for zoo-housed orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Welfare.* 13 (2004) 445-453.

36) C.L. Therrien, L. Gaster, P. Cunningham-Smith, C.A. Manire, Experimental evaluation of environmental enrichment of sea turtles. *Zoo Biol.* 26 (2007) 407-416.

37) A. Thornton, K. McAuliffe, Teaching in Wild Meerkats. *Science.* 313 (2006) 227-229.

38) E.N. Videan, Bed-building in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): the importance of early rearing. *Am. J. Primatol.* 68 (2006) 745-751.

39) Y. Yamanashi, *Welfare assessment in captive chimpanzees - Integrating behavioral and physiological measures -* Kyoto University; 2013.

40) R.J. Young, *Environmental enrichment for captive animals*, Blackwell Publishing, 2003.

41) サンクチュアリプロジェクト . <http://chimp-sanctuary.org/>.

42) 熊本サンクチュアリ . <http://www.wrc.kyoto-u.ac.jp/kumasan/>.

43) 佐藤 衆介, 近藤 誠司, 田中 智夫, 楠瀬 良, 森 裕司, 伊谷 原一, *動物行動図説 - 家畜・伴侶動物・展示動物 -*, 朝倉書店, 2011.

44) 小倉 匡俊, 山崎 彩夏, 山梨 裕美, 三家 詩織, *動物福祉研究の展開～動物心理学会自由集会の議論から*. *動物心理学研究*. 61 (2011) 115-124.

45) 松沢 哲郎, *心理学的幸福：動物福祉の新たな視点を考える*. *動物心理学研究*. 46 (1996) 31-33.

46) 長尾 充徳, *動物園の現場より*. 第17回日本飼育技術学会 講演集 (2007) 15-19.

47) 長尾 充徳, 釜鳴 宏枝, 山本 裕己, 高井 進, 田中 正之, *京都市動物園における人工哺育ニシゴリラ (*Gorilla gorilla*) 乳児の早期群れ復帰事例*. *霊長類研究*. 30 (2014) 197-207.